

SÉRIE A, N° 788

N° D'ORDRE :

4576

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

GABRIELLE KÖENIGS

LICENCIÉE ÈS-SCIENCES NATURELLES

1^{re} THÈSE. — ÉTUDE DE L'EXCITABILITÉ DES NERFS VASO-MOTEURS
ET PIGMENTO-MOTEURS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *19 Jan* 1916 devant la Commission d'Examen.

Président : M. DASTRE.

Examineurs { MM. HAUG.
MATRUCHOT.
LAPICQUE.

PARIS

LIBRAIRIE SCIENTIFIQUE A. HERMANN & FILS

6, rue de la Sorbonne, 6

1915



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE A, N° 788

N° D'ORDRE :

1576

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

GABRIELLE KÖENIGS

LICENCIÉE ÈS-SCIENCES NATURELLES

-
- 1^{re} THÈSE.** — ÉTUDE DE L'EXCITABILITÉ DES NERFS VASO-MOTEURS
ET PIGMENTO-MOTEURS.
- 2^e THÈSE.** — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.
-

Soutenues le *13 Jan* 1916 devant la Commission d'Examen.



Président : M. DASTRE.

Examineurs { MM. HAUG.
MATRUCHOT.
LAPICQUE.

PARIS

LIBRAIRIE SCIENTIFIQUE A. HERMANN & FILS

6, rue de la Sorbonne, 6

1915

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

<i>Doyen</i>	P. APPELL, <i>Profess.</i>	Mécanique analytique et mécan. céleste
<i>Doyen honoraire</i>	G. DARBOUX, —	Géométrie supérieure.
<i>Profess. honoraires.</i> ..	{ Ch. WOLF J. RIBAN.	

<i>Professeurs</i>	LIPPMANN	Physique.
	BOUTY.....	Physique.
	BOUSSINESQ	Phys.mathém. et calcul des probabilités.
	PICARD	Analyse supér. et algèbre supérieure
	Y. DELAGE.....	Zoologie, anatomie, physiologie compar.
	G. BONNIER	Botanique.
	DASTRE	Physiologie.
	KOENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN.....	Géographie physique.
	GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	HALLER.....	Chimie organique.
	JOANNIS.....	Chimie (Enseignement P. C. N.).
	JANET.....	Physique —
	WALLERANT	Minéralogie.
	ANDOYER.....	Astronomie.
	PAINLEVÉ.....	Mécanique rationnelle.
	HAUG	Géologie.
	HOUSSAY.....	Zoologie.
	H. LE CHATELIER.	Chimie.
	G. BERTRAND.....	Chimie biologique.
	M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale.
	CAULLERY	Zoologie (Évolution des êtres organisés)
	C. CHABRIÉ.....	Chimie appliquée.
	G. URBAIN.....	Chimie.
	EMILE BOREL.....	Théorie des fonctions.
	MARCHIS	Aviation.
	JEAN PERRIN.....	Chimie physique.
	G. PRUVOT.....	Zoologie, anatomie, physiol. comparée
	MATRUCHOT.....	Botanique.
	ABRAHAM	Physique.
	CARTAN	Calcul différentiel et calcul intégral.
	Cl. GUICHARD.....	Mathématiques générales.
	MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
	N.....	Application de l'analyse à la géométrie.
	N.....	Histologie.
<i>Professeurs-adjoints.</i>	PUISEUX	Mécanique et Astronomie.
	LEDUC.....	Physique.
	MICHEL	Minéralogie.
	HEROUARD.....	Zoologie.
	LÉON BERTRAND.....	Géologie.
	RÉMY PERRIER.....	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	COTTON	Physique.
	LESPIEAU	Chimie.
	GENTIL.....	Pétrographie.
	SAGNAC.....	Physique (Enseignement P. C. N.).
<i>Secrétaire</i>	PEREZ.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	D. TOMBECK.	

A MON PÈRE ET A MA MÈRE

A MON MAÎTRE

MONSIEUR L. LAPICQUE

PROFESSEUR DE PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE

AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

A MADAME LAPICQUE

En témoignage de gratitude et de respectueuse affection.

INTRODUCTION

I. SOMMATION ET ADDITION LATENTE. — Lorsque l'on fait tomber une excitation quelconque sur un nerf moteur, le muscle correspondant se contracte ou reste immobile. Dans le premier cas on dit que l'excitation a été efficace et dans le second qu'elle ne l'a pas été. Cette affirmation, indiscutable quant à sa première partie, ne l'est peut-être pas quant à la seconde. Dans certains cas, en effet, si l'on répète plusieurs fois, à intervalles rapprochés, l'excitation dite inefficace, la contraction se produit. Il semble donc qu'au lieu d'être inefficace l'excitation ait été seulement insuffisante puisque sa répétition détermine la contraction musculaire.

Ce phénomène a été observé d'abord par PFLÜGER (24), étudié ensuite par GRUENHAGEN (31) sous le nom de *sommation*, mais c'est à RICHET (40) qu'il appartient de l'avoir généralisé en montrant qu'il est une propriété commune à tous les tissus excitables.

RICHET (40) a montré d'abord qu'il en va pour le muscle comme pour le nerf moteur. Se servant dans ses expériences du muscle de la pince de l'Ecrevisse, il a pu constater que des chocs d'induction très espacés ne déterminent pas de mouvement musculaire (pourvu que l'excitation soit assez faible). Au contraire il y a une contraction musculaire si les excitations sont très rapprochées (l'intensité restant toujours la même).

« La conclusion que l'on peut tirer de ce fait », dit RICHET, « est fort importante : des excitations égales entre elles et répétées fréquemment, produisent un effet qu'une seule excita-

tion égale aux précédentes, mais isolée, est impuissante à produire. »

RICHET a donné à ce phénomène le nom *d'addition latente*.

Le phénomène d'addition latente peut se présenter sous une autre forme. Si l'on fait tomber sur un nerf moteur ou sur un muscle une série d'excitations égales et rapprochées, qui deviennent efficaces à partir de la troisième par exemple, le mouvement produit par les excitations suivantes, va en augmentant d'intensité, indiquant ainsi un accroissement de l'excitabilité du muscle.

Par conséquent, étant données les constatations ci-dessus et les résultats des expériences de RICHET, « il reste démontré que l'excitation modérée d'un muscle augmente toujours l'excitabilité de ce muscle, que cette excitation produise ou non un mouvement ».

L'addition latente ne se produit pas seulement sur les nerfs moteurs ou sur les muscles. Charles RICHET a pu aussi la constater sur les nerfs sensitifs et sur l'écorce cérébrale où elle se présente plus marquée par l'excitation de la substance grise que par celle de la substance blanche. Enfin en ce qui concerne l'action réflexe dans la moëlle épinière, l'addition latente a été étudiée par SETSCHENOFF (16) en 1868 sous le nom de *somation*.

Plus récemment il faut citer le mémoire de STIRLING paru en 1908. STIRLING après avoir constaté des phénomènes d'addition latente chez les Vertébrés, les Invertébrés, les Protozoaires et même les Végétaux, en conclut que l'addition des excitations est une propriété générale de la matière vivante.

En ce qui concerne le système nerveux il y a une distinction à faire suivant le point où se somment les excitations.

La sommation peut en effet s'effectuer soit au niveau des terminaisons ultimes de la fibre nerveuse, c'est le cas pour la pince de l'Ecrevisse ou la patte de la Grenouille, soit dans les centres, c'est le cas du réflexe. Dans le second cas il n'est même pas nécessaire que les excitations qui arrivent aux centres proviennent d'un même point pour s'additionner, les expériences

d'EXNER (45) ont montré qu'une excitation cutanée, trop faible pour provoquer des contractions réflexes dans la patte excitée, devient efficace si l'on a porté préalablement une légère excitation dans la zone correspondante de l'écorce cérébrale.

II. LES DIVERS FACTEURS DE L'EXCITATION. — 1° *Intensité. Rythme. Nombre.* — Au cours de ses recherches sur l'addition latente, RICHET a remarqué, en outre des faits déjà signalés, que pour des excitations électriques de fréquence et d'intensité variables, la contraction musculaire dépend non seulement de l'intensité de ces excitations, mais aussi de leur fréquence. Il a vu également qu'avec une intensité et une fréquence données il faut aussi un nombre déterminé d'excitations pour que la contraction se produise. Par conséquent, alors que dans l'étude des conséquences d'un choc électrique unique on n'envisage que son intensité, il devient nécessaire pour des séries d'excitations, d'observer l'influence non seulement de leur intensité, mais aussi de leur fréquence et de leur nombre. Nous verrons plus tard la nécessité d'envisager un quatrième facteur : la durée des excitations.

Divers auteurs se sont préoccupés de l'influence de la fréquence et du nombre des excitations. Dès 1874 (33) STIRLING étudie les variations de ce qu'il appelle « le temps de latence » en fonction du rythme des excitations, en excitant la peau de la Grenouille au moyen de chocs d'induction répétés à des intervalles déterminés.

Malheureusement ses recherches comportent deux erreurs initiales qui ôtent toute précision aux résultats acquis. En effet, sans même se placer au seuil de l'excitation, STIRLING agit avec une intensité quelconque et de plus il ne cesse ses excitations qu'au moment où débute la contraction. Il résulte d'abord de cette manière de procéder que les résultats acquis ne sont point comparables entre eux puisqu'il n'y a pas de seuil. En second lieu le temps qui s'écoule entre le début et la fin des excitations et que STIRLING appelle « temps de latence », ne correspond ni au temps de sommation ni au temps de latence proprement

dit, mais bien aux deux à la fois. On sait, en effet, qu'un muscle n'obéit pas instantanément à l'impulsion qu'il reçoit. Si forte que soit l'excitation efficace produite, il s'écoule toujours un temps plus ou moins court entre la fin des excitations et le début de la réponse, et continuer à exciter jusqu'à apparition de la réaction cherchée, c'est encore une fois dépasser le seuil.

STIRLING répète son expérience pour deux intensités et deux rythmes différents et constate que ce qu'il appelle « temps de latence » augmente quand le rythme se ralentit, augmente même plus qu'il ne serait nécessaire pour laisser passer le même nombre d'excitations quel que soit le rythme. Si bien que les rythmes lents donneraient la sommation avec un nombre d'excitations plus grand que les rythmes rapides. On verra plus tard que L. LAPICQUE est arrivé à des conclusions opposées, mais son mode opératoire est tout différent de celui de STIRLING et nous avons vu que les expériences de celui-ci présentent une grave erreur initiale.

A peu près à la même époque WARD (43) opérant aussi sur la peau de la Grenouille, étudie à son tour l'influence du rythme. Se plaçant à un niveau donné au-dessous du seuil, il cherche la valeur du temps de latence pour un rythme très rapide puis pour un autre plus lent. Malheureusement, WARD fait la même erreur que STIRLING et l'excitation ne cesse qu'au début de la réaction. Il aboutit néanmoins à des conclusions différentes ; pour lui, le rythme est sans influence : avec une intensité donnée il faut toujours le même nombre d'excitations quelle que soit la grandeur de l'intervalle qui les sépare.

Ces recherches n'aboutissent en définitive à rien de précis et elles présentent en dehors des erreurs dues à la négligence du seuil une grave lacune en ce sens qu'il n'y est pas tenu compte de l'influence de la durée des excitations.

2° *Durée des excitations.* — L'importance de la durée des excitations a été en effet longtemps ignorée. Vers la fin du XVIII^e siècle RITTER remarquait que pour être efficace un courant devait être brusque car les courants établis progressivement demeuraient sans effet

Beaucoup plus tard, en 1848, Du Bois REYMOND (3) reprenait cette idée et posait la nécessité de la brusquerie d'établissement du courant comme une condition essentielle de l'efficacité de l'excitation. Il déniait toute influence du courant constant.

Les travaux de FICK (22) en 1864, vinrent jeter un jour nouveau sur la question et substituer à la notion de brusquerie d'établissement celle de la durée de passage du courant. FICK a en effet observé sur la Moule que pour être efficace le courant doit durer une certaine fraction de seconde. Fraction extrêmement petite pour le muscle de la Grenouille, et c'est pour n'avoir pas suffisamment raccourci les durées de passage de ses courants que Du Bois REYMOND les trouvait toujours efficaces.

D'autres auteurs après FICK ont fait des constatations analogues, en particulier BRÜCKE (23) en 1868 et ENGELMANN (29) en 1870. Pour BRÜCKE l'excitation électrique détermine dans le tissu excité une perturbation relative à l'excitabilité de ce tissu, perturbation qui, au bout d'un temps K tend vers un état constant et cesse d'agir. Le temps K variable avec les tissus considérés caractériserait leur excitabilité.

C'est à ENGELMANN qu'il revient d'avoir le mieux dégagé, par ses expériences sur l'uretère du Lapin, la relation qui lie la durée de l'excitation à l'excitabilité des tissus, mais faute d'appareils appropriés il n'a pu donner aucune mesure précise de cette relation.

Plusieurs auteurs se sont préoccupés de découvrir des dispositifs aptes à des études précises de cette relation, la condition essentielle à remplir était de parvenir à faire varier facilement et dans des proportions voulues la durée des excitations. C'est à HOORWEG (39) que l'on doit le premier dispositif pratique susceptible de réaliser cette condition.

HOORWEG a imaginé d'employer comme mode d'excitation les décharges de condensateurs, utilisant le fait connu que si l'on décharge des condensateurs de capacités différentes sur un circuit de résistance constante, on obtient des ondes de durées différentes. Il était donc possible par ce moyen de faire varier à

volonté la durée du passage d'un courant en se servant de capacités différentes.

HOORWEG a pu montrer ainsi qu'il existe une relation déterminée entre le voltage liminaire de l'excitation et la durée de la décharge des condensateurs : le voltage liminaire diminue lorsque les capacités et par suite les durées des décharges augmentent, mais il tend vers une valeur constante pour des durées très grandes.

Les recherches décisives sur la question ont été faites par L. et M. LAPICQUE (84-90) qui ont établi qu'il existe pour chaque tissu un coefficient chronologique constant caractéristique de son excitabilité. Ils ont de plus institué une méthode d'excitation précise, permettant de déterminer et de calculer ce coefficient en se servant comme HOORWEG, pour graduer la durée des excitations, des décharges de condensateurs.

Pour effectuer une mesure d'excitabilité suivant la méthode de L. LAPICQUE deux constatations suffisent :

1° On cherche l'intensité du courant à début brusque, indéfiniment prolongé (plusieurs secondes), capable de donner un premier seuil dit « seuil fondamental ». Cette intensité liminaire s'appelle la *rhéobase*, et si la résistance du circuit reste constante pendant toute la durée de l'opération, on peut remplacer sa mesure par celle du voltage rhéobasique ;

2° On cherche pour un voltage double du voltage rhéobasique la plus petite durée du passage du courant de même forme que précédemment, capable de redonner le seuil de l'excitation. Cette durée est la *chronaxie*. C'est elle qui constitue la constante de temps caractéristique du tissu étudié.

Avec un condensateur, le voltage rhéobasique est celui qui est nécessaire, avec une très forte capacité, pour atteindre le seuil fondamental. La chronaxie est mesurée par la capacité capable d'atteindre le seuil pour un voltage double du voltage rhéobasique. Cette mesure est relative, elle peut être traduite en valeur absolue si l'on multiplie par 0,37 le produit de la capacité par la résistance du circuit. La valeur de la chro-

naxie peut ainsi être représentée par la formule ci-dessous :

$$\tau = RC \times 0,37$$

où τ est la chronaxie, R la résistance du circuit exprimée en ohms, C la capacité exprimée en farads. τ est exprimée en secondes.

L. et M. LAPICQUE ont montré que la durée du passage du courant correspondant au double du voltage rhéobasique a une valeur constante pour un même tissu, chez une même espèce animale, pourvu toutefois que les conditions physiologiques demeurent normales. Cette durée est donc une caractéristique du tissu étudié, mais elle varie chez un même animal d'un tissu à l'autre, et, pour un même tissu, d'une espèce à l'autre. Le sens de ces variations est connu, c'est celui des durées de contraction des tissus : plus la contraction d'un tissu se maintient, plus la durée absolue du passage du courant se prolonge, autrement dit plus la rapidité d'excitabilité est faible.

Cette notion nouvelle de rapidité d'excitabilité a donné naissance à toute une série de recherches. En particulier, L. et M. LAPICQUE (92) s'en sont servis pour analyser les rapports de l'addition latente avec la durée de l'excitation. Leurs expériences ont porté sur des muscles de contractilités diverses : muscle de la pince et muscle de la queue de l'Ecrevisse — columellaire d'Escargot — Gastrocnémien et droit antérieur de l'abdomen chez la Grenouille. L. et M. LAPICQUE ont cherché à déterminer la durée des excitations qui, pour un rythme donné, permet à la sommation de se produire. Ils ont montré que le phénomène d'addition latente se produit d'autant mieux que les excitations sont plus brèves, et par suite plus intenses par rapport à l'excitabilité du tissu mise en jeu. Il faut donc obtenir des durées de passage du courant d'autant plus courtes que la chronaxie est elle-même plus petite. D'autre part, L. et M. LAPICQUE ont cherché à déterminer le plus grand intervalle de temps pouvant exister entre deux excitations pour que leurs effets s'additionnent encore. Il résulte de leurs expériences que cet intervalle maximum varie d'un tissu à l'autre dans le même sens que

leur chronaxie et suivant les conditions physiologiques des tissus.

On voit donc l'importance de la durée de l'excitation et de ses rapports avec l'excitabilité des tissus dans l'étude de l'addition latente, et combien, par suite, sont insuffisants les résultats dans lesquels il n'en est pas tenu compte. Désormais, dans l'étude des réactions d'un tissu à une série d'excitations, il y aura donc lieu d'envisager quatre facteurs : l'intensité, la durée, la fréquence et le nombre des excitations.

III. LA NOTION DE NERFS ITÉRATIFS. — Dans les différents travaux relatifs au phénomène d'addition latente que nous avons cités il n'a été question jusqu'à présent que de tissus excitables aussi bien par un choc électrique unique d'intensité suffisante que par une série d'excitations sous-liminaires. Mais on sait qu'il existe aussi des nerfs qui exigent toujours pour donner une réponse physiologique, une série d'excitations répétées plus ou moins fréquemment. Ces nerfs que L. LAPICQUE (96) a désignés, à la suite de travaux récents, sous le nom de *nerfs itératifs* restent parfaitement inactifs sous l'influence d'une excitation unique quelle que soit son intensité. Le phénomène d'addition latente constaté seulement, pour les nerfs moteurs ordinaires, dans des conditions spéciales, est donc pour les nerfs itératifs le mode normal de réponse aux excitations, par conséquent lorsqu'il s'agira d'étudier leur excitabilité il faudra envisager, comme pour l'étude de l'addition latente, l'influence de l'intensité, de la durée, du rythme et du nombre des excitations.

Certains nerfs itératifs ont été étudiés avec les dispositifs et sous la direction de L. LAPICQUE : le pneumogastrique nerf moteur de l'estomac, les réflexes de la patte, par M^{me} LAPICQUE (95), le pneumogastrique nerf d'arrêt du cœur par I. MEYERSON (93-97), les vaso-constricteurs de la patte de la Grenouille, par L. LAPICQUE et M. BOIGEY (94), puis par moi-même (*) (98).

(*) Dans un travail de beaucoup antérieur à ceux ci-dessus mentionnés, moins systématique et même où est négligée la notion de durée de l'excitation, se trouvent des faits intéressants qui doivent le faire noter ici. Il s'agit

Dans tous les cas, la variation du voltage liminaire en fonction de la durée des excitations suit exactement la même loi que pour les nerfs moteurs ordinaires ; elle peut donc servir à caractériser l'excitabilité des tissus intéressés, c'est-à-dire à déterminer leur chronaxie. Le voltage liminaire varie en fonction du rythme des excitations, il est infini pour la fréquence 0, puisque nous savons qu'une excitation unique est sans effet ; il tend vers une valeur constante pour une fréquence variable avec les tissus envisagés et avec la température.

En fonction du nombre des excitations, le voltage liminaire varie suivant une loi analogue à celle du rythme. Dans l'ensemble les lois qui régissent l'addition des excitations dans le cas des nerfs itératifs sont donc semblables à celles qui se dégagent de l'étude de l'addition latente sur les nerfs moteurs ordinaires. Il y a cependant quelques différences à signaler ; tout d'abord au sujet de la courbe qui représente les variations du voltage liminaire en fonction du rythme ou du nombre des excitations. Dans le cas des nerfs moteurs, cette courbe coupe

d'une étude de l'excitabilité du sympathique cervical en tant que dilatateur de la pupille, étude commencée en 1892 par LANGENDORF (60) qui la fit reprendre en détail en 1894 par son élève GOTTHOLD MULERT (65). Opérant sur le lapin et sur le chat, avec la seule bobine d'induction. MULERT confirme d'abord la remarque de LANGENDORF, à savoir que des chocs d'induction isolés tombant sur la sympathique demeurent sans action sur la pupille tandis que des chocs répétés amènent une dilatation par « sommation ». Vient ensuite l'étude de tous les éléments alors mesurables de l'excitation : intensité, rythme, nombre, et voici les résultats obtenus : 1^o le rythme et le nombre des excitations étant fixes, l'action de l'intensité se fait sentir entre un maximum et un minimum très proches l'un de l'autre, le diamètre de la pupille s'accroît à mesure que l'intensité augmente jusqu'à un maximum.

2^o L'intensité et le nombre des excitations étant fixes, l'efficacité du rythme commence à se faire sentir pour un intervalle de 0,5 entre chaque excitation ; c'est le minimum de fréquence avec lequel coïncide le minimum de dilatation de la pupille. MULERT n'est pas certain qu'il existe un optimum de fréquence, mais il pense que s'il existe il doit se trouver aux environs de l'intervalle 0,022.

L'élargissement de la pupille croît lentement à mesure que le rythme s'accroît.

3^o Enfin MULERT constate, mais sans formuler de relation précise, que la dilatation de la pupille est très influencée par le nombre des excitations. Il ajoute que cette influence est plus nette avec des intensités et des fréquences moyennes.

l'axe des voltages pour la fréquence 0 ou pour le nombre 1, dans le cas des nerfs itératifs, cette courbe devient parallèle à l'axe, pour des valeurs du rythme ou du nombre supérieures à 0 ou à l'unité, et ceci a lieu précisément parce que l'excitation unique, efficace pour les nerfs moteurs ordinaires, cesse de l'être pour les nerfs itératifs.

Il y a des remarques plus importantes à faire et qui expliquent le mécanisme des nerfs itératifs.

L. et M. LAPICQUE (72) ont montré que si l'on excite un muscle soit directement, soit par son nerf moteur, la chronaxie obtenue est la même dans les deux cas. Une étude approfondie de l'action du curare (73-79) leur a permis après avoir montré que ce poison a pour effet de diminuer l'excitabilité du muscle, c'est-à-dire de lui faire acquérir une chronaxie plus grande que celle du nerf correspondant, de dire qu'à l'état normal le nerf moteur et le muscle correspondant sont isochrones, tandis que l'action du curare les rend hétérochrones. Dans le premier cas, les excitations qui conviennent aux nerfs conviennent également aux muscles, tandis que dans le second cas, les excitations qui mettent en jeu l'excitabilité nerveuse sont trop brèves pour mettre en jeu l'excitabilité ralentie du muscle : les impulsions venues par le nerf ne se transmettent plus aux muscles.

Cet état anormal déterminé par l'action du curare dans les nerfs moteurs ordinaires et les muscles auxquels ils se rendent, est l'état normal des nerfs itératifs et des muscles qu'ils innervent. L'hétérochronisme est ici la règle, et le nerf montre toujours une rapidité d'excitabilité plus grande que celle du muscle.

Or, on a vu plus haut que l'addition latente se produit lorsque l'excitation est brève par rapport à l'excitabilité mise en jeu, tout est donc disposé dans le système itératif pour que l'addition latente ait lieu, pour que l'excitation unique demeure inefficace.

En effet, quels que soient le nombre et le rythme des excitations envoyées par le nerf, leur durée est toujours celle de l'influx nerveux propre à ce nerf, dans le cas des nerfs itératifs elle est donc toujours brève par rapport à l'appareil musculaire

récepteur et l'addition latente se produit normalement aux points d'aboutissement des filets nerveux dans les fibres musculaires.

Il découle de ces considérations que dans l'étude de l'excitabilité des nerfs itératifs la chronaxie ou rapidité d'excitabilité caractérise le nerf, tandis que les lois de sommation caractérisent l'appareil musculaire récepteur.

IV. BUT DU PRÉSENT TRAVAIL. — J'ai cru devoir exposer d'abord les grandes lignes de la théorie du fonctionnement des nerfs itératifs parce que l'objet de ce travail est précisément d'étudier quelques-uns d'entre eux et que les résultats auxquels il aboutit ont concouru à l'établissement de cette théorie.

Mes premières observations ont eu pour objet les nerfs vaso-constricteurs de la patte de la Grenouille. J'ai repris dans ce travail des recherches que L. LAPICQUE avait commencées avec M. BOIGY et qui s'étaient trouvées interrompues par suite du départ de ce dernier.

Viennent ensuite des recherches sur le système chromatomoteur de la Grenouille avec une étude comparative du même système chez les Céphalopodes.

Tel est l'ensemble des recherches qui constituent ce travail. Elles ont été exécutées au laboratoire de Physiologie Générale du Muséum d'Histoire Naturelle suivant les conseils et la direction de M. le Professeur LAPICQUE.

Qu'il me soit permis de dire ici la profonde reconnaissance que je lui dois pour l'appui, la direction et les précieux conseils qu'il a bien voulu me donner pendant les trois années que j'ai passées au laboratoire et de le remercier, ainsi que M^{me} LAPICQUE, pour l'accueil si sympathique qui m'a été fait auprès d'eux.

PREMIÈRE PARTIE

L'excitabilité des nerfs vaso-constricteurs

I

HISTORIQUE

I. CONTRACTILITÉ DES ARTÈRES ET DES VEINES. — On sait que les vaisseaux sanguins, et en particulier les artères sont contractiles. Cette propriété constatée pour la première fois par VERSCHUR en 1766 est due à la présence d'éléments musculaires dans la paroi des vaisseaux, présence démontrée pour la première fois de façon irréfutable par HENLE (1) qui, en 1840, décrivit les éléments musculaires de la tunique des artères et des veines, et montra qu'ils offrent les mêmes caractères que ceux du tissu musculaire de la vie organique.

Les vaisseaux sanguins ont leur paroi formée de trois tuniques superposées. C'est dans la tunique moyenne que se trouvent les éléments élastiques ou contractiles. Pour les grosses artères, la tunique moyenne est formée presque entièrement de tissu élastique; à mesure que le calibre de ces vaisseaux diminue, la proportion de tissu musculaire augmente, et la tunique moyenne d'abord élastique devient musculo-élastique pour les artères moyennes et presque complètement musculaire pour les artérioles.

Les fibres musculaires des artères sont très généralement annulaires, elles n'affectent des dispositions longitudinales ou obliques que rarement. Ce sont des fibres lisses.

Les veines sont moins riches que les artères en éléments musculaires, et la disposition de ceux-ci est des plus variable. La tunique moyenne, quand elle existe, est fort réduite et les fibres musculaires y sont disposées en petits faisceaux isolés et épars. Cependant les veines sont contractiles mais leur contraction est sans effet sur la circulation veineuse.

II. INFLUENCE DU SYSTÈME NERVEUX. — HENLE n'a pas seulement mis en évidence l'existence de fibres musculaires dans les parois vasculaires, il a été plus loin et n'a pas hésité à attribuer au système nerveux une action puissante sur la tunique musculaire des vaisseaux. Il a montré que ceux-ci peuvent se contracter, soit par excitation directe des nerfs, soit par voie réflexe. Il a signalé aussi la paralysie des vaisseaux par suite de la section des nerfs ou de l'épuisement du système nerveux.

A la même époque, 1840, STILLING (2) décrit des effets analogues et admit également qu'il y a des nerfs qui agissent sur les vaisseaux; il put même en voir quelques-uns se perdre dans les artères et les qualifia le premier de *nerfs vaso-moteurs*.

Malgré ces constatations, l'influence des nerfs sur les vaisseaux n'était pas encore établie de façon indiscutable et ce n'est que dix ans plus tard que les expériences de CLAUDE BERNARD (4) et de BROWN SÉQUARD (6) ont permis d'établir une théorie certaine de l'action du système nerveux sur les vaisseaux.

Ces expériences effectuées sur le sympathique cervical ont montré qu'il existe dans ce cordon nerveux des filets qui commandent la contraction des muscles des vaisseaux de l'oreille et que le système nerveux central exerce par leur intermédiaire une influence tonique sur ces muscles.

Ces premières connaissances acquises, rapidement étendues à toutes les parties de l'organisme, ont permis de déterminer la disposition et le mécanisme général du système vaso-moteur.

III. DISPOSITION ET MÉCANISME DU SYSTÈME NERVEUX VASO-MOTEUR.

— Les nerfs vaso-moteurs aboutissent aux vaisseaux. Nous avons vu que STILLING en avait vu se perdre dans la tunique moyenne, où d'après HÉNOCQUE (30) leurs terminaisons forment plusieurs plexus en relations anatomiques avec les fibres musculaires, aussi bien dans les artères que dans les veines.

a) *Les nerfs vaso-moteurs. Rôle et origine.* — Ces nerfs sont de deux sortes : les vaso-constricteurs et les vaso-dilatateurs.

Les vaso-constricteurs ont été mis en évidence par les expériences de CLAUDE BERNARD et de BROWN SÉQUARD sur le sympathique cervical, dont nous avons parlé plus haut : l'excitation du bout périphérique d'un nerf vaso-constricteur détermine le resserrement des vaisseaux auxquels se distribuent ses terminaisons, en même temps la pression du sang augmente en deçà des points contractés et diminue au delà, ce qui fait pâlir la région intéressée.

La section d'un nerf vaso-constricteur amène les phénomènes inverses, diminution de pression dans l'artère, augmentation dans la veine, causées par la dilatation passive des vaisseaux après la section. Cette dilatation indique que les nerfs vaso-moteurs sont des nerfs toniques, c'est-à-dire qu'ils exercent une action constante sur les artères et les maintiennent en état de resserrement moyen.

Cette propriété tonique, les nerfs vaso-dilatateurs ne la possèdent pas. Les expériences de CLAUDE BERNARD (4-5) sur la corde du tympan qui ont mis leur existence en évidence, ont indiqué que si l'excitation de leur extrémité périphérique détermine la dilatation active des artères, leur section ne donne lieu à aucune réaction.

Quant à leur mode d'action, il est *a priori* assez difficilement explicable, car si la vaso-constriction se conçoit, grâce à la présence de fibres musculaires circulaires dans la paroi des vaisseaux, l'existence de fibres longitudinales dans ces parois, est trop exceptionnelle pour qu'on puisse lui attribuer une part dans la dilatation vasculaire.

L'influence des nerfs vaso-dilatateurs doit donc s'exercer sur

les nerfs vaso-constricteurs eux-mêmes et se traduire par leur inhibition. Cette influence ne pouvant d'ailleurs se transmettre que par l'intermédiaire d'une cellule nerveuse interposée.

Cette hypothèse a été confirmée grâce aux recherches de DASTRE et de MORAT (46) et à leurs découvertes relatives au rôle physiologique des gros ganglions de la chaîne sympathique et des petits ganglions de la périphérie.

Leurs expériences ont d'abord abouti à cette conclusion générale que les cordons nerveux ne traversent pas simplement les ganglions sympathiques situés sur leur trajet. Il y a là arrêt et terminaisons de fibres, en sorte que le cordon nerveux qui sort du ganglion est formé des fibres nouvelles qui y prennent naissance.

Dès lors, les ganglions sympathiques peuvent être considérés comme des relais destinés à mettre en rapport des filets nerveux d'origines différentes et à leur permettre d'influer les uns sur les autres.

Plus tard, DASTRE et MORAT (46-52) ont relevé la présence de filets vaso-constricteurs et de filets vaso-dilatateurs dans un même ganglion : le ganglion premier thoracique.

Leurs expériences démontrent que ce ganglion non seulement joue le rôle d'un centre tonique, d'où partent des filets vaso-constricteurs, mais encore qu'il reçoit de la moelle des filets vaso-constricteurs et des filets vaso-dilatateurs, ces derniers capables d'entraver ou de suspendre l'action des vaso-constricteurs. Le ganglion premier thoracique est donc aussi un centre d'action du pouvoir inhibiteur des filets vaso-dilatateurs.

Ce rôle des gros ganglions de la chaîne sympathique, DASTRE et MORAT l'ont également attribué aux amas ganglionnaires de la périphérie, à ceux en particulier faisant partie des plexus nerveux péri-artériels, ce qui rend ainsi parfaitement clairs le genre et le mode de l'influence que les nerfs vaso-dilatateurs exercent sur les nerfs vaso-constricteurs.

Vaso-constricteurs et vaso-dilatateurs existent souvent simultanément dans un même tronc nerveux, il en résulte que l'excitation dans tel complexe semblerait devoir déterminer tantôt

un resserrement et tantôt une dilatation suivant l'état des vaisseaux au moyen de l'excitation. En réalité, le résultat de l'excitation d'un nerf mixte est généralement une constriction, l'action des vaso-constricteurs l'emportant sur celle des vaso-dilatateurs surtout dans les membres inférieurs. C'est bien ce que nous avons constaté au cours de nos expériences et c'est pourquoi, laissant désormais de côté ce qui a trait aux vaso-dilatateurs, nous nous bornerons à envisager ce qui se rapporte aux vaso-constricteurs, et particulièrement à ceux des membres inférieurs de la grenouille, seuls objets de nos investigations.

b) *Les centres nerveux vaso-moteurs.* — On doit à LISTER (17) une soigneuse étude de la situation des centres nerveux vaso-moteurs pour les membres postérieurs de la grenouille.

Il a remarqué que l'extirpation des parties postérieures du cerveau ou du tiers antérieur de la corde, n'a d'autre effet qu'une constriction passagère des artères suivie d'une brève période de dilatation, après quoi tout redevient normal.

L'extirpation de la moitié médiane de la moelle montre qu'elle ne joue pas non plus un rôle essentiel dans la régulation de la contraction artérielle de la patte. De même, si l'on enlève la plus grande partie de la moitié postérieure de la corde avec les principales racines des nerfs se rendant aux pattes postérieures, les artères, après s'être contractées recouvrent leur état normal. Mais, si l'on vient à supprimer entièrement les parties de la moelle d'où partent les nerfs des extrémités antérieures, les artères se dilatent d'une manière permanente. Les centres médullaires pour les artères des membres postérieurs ne sont point cependant confinés aux parties postérieures de la corde, car il a été prouvé que l'extirpation de cette partie ne soustrait point les vaisseaux au contrôle du système nerveux si les parties antérieures de la moelle sont intactes.

Il apparaît donc clairement que la réglementation de la contraction des artères des membres inférieurs de la grenouille est exercée par toute la longueur de la corde et la partie postérieure du cerveau.

Le système nerveux sympathique exerce également une

action sur le calibre des vaisseaux, en effet, avant de se rendre dans les nerfs périphériques les fibres vaso-motrices passent par des ganglions sympathiques. Or, on a constaté que la dilatation vasculaire obtenue par extirpation totale de la moelle et du cerveau postérieur, pouvait encore être accrue par l'extirpation de ces ganglions.

En effet, le fait que le tonus des vaisseaux supprimé par l'extirpation de la corde et des ganglions sympathiques, se rétablit au bout de quelques jours, a conduit LISTER à supposer l'existence d'un appareil local de coordination situé dans la patte ; appareil probablement ganglionnaire et placé dans les conditions ordinaires sous la dépendance stricte du système cérébro-spinal.

En résumé, la constriction vasculaire serait dominée par trois groupes de centres tels que chacun d'eux puisse suppléer aux deux autres : 1^o des centres bulbaires ou de premier ordre ; 2^o des centres médullaires ou de deuxième ordre ; 3^o des centres ganglionnaires ou périphériques de troisième ordre.

IV. DIVERS MODES D'EXCITATION DES NERFS VASO-MOTEURS. — La constriction des vaisseaux peut être déterminée par voie réflexe et par action directe sur les parois vasculaires ou sur les nerfs vaso-moteurs. L'excitation des nerfs sensibles par des actions mécaniques, par le froid, par l'électricité, amène des contractions vasculaires réflexes.

Quant à la contraction des artères sous l'influence directe d'excitations mécaniques, elle a été découverte par VERSCHUIR en 1766. Un frottement ou un grattage léger de la paroi d'une artère détermine son complet rétrécissement. La section des petits vaisseaux, en excitant les éléments contractiles des parois produit aussi une constriction. Le froid a une action très évidente sur la contraction des vaisseaux, il suffit d'ouvrir l'abdomen d'un mammifère, ou d'installer de l'eau froide dans celui d'un crapaud, pour voir le calibre des artères du mésentère se réduire considérablement. L'électricité enfin produit les mêmes effets.

Nous avons vu que la section des nerfs vaso-constricteurs détermine la dilatation des vaisseaux de la région qu'ils innervent, leur excitation détermine par contre le resserrement de ces mêmes vaisseaux. Tous les excitants produisent cet effet, pourvu toutefois qu'ils ne dépassent pas une certaine intensité : les pincements, les froissements, le contact d'une goutte d'acide sulfurique, d'acide acétique, d'acide azotique, ou de teinture d'iode dilués, une excitation électrique d'intensité moyenne, déterminent un resserrement vasculaire. Mais s'il s'agit d'un choc, d'un écrasement, d'une brûlure par un acide, d'une piqûre ou d'un courant très intense, l'effet produit est le même que celui de la section du nerf : une dilatation. Il ressort de ceci que pour pouvoir étudier facilement les actions vasomotrices des nerfs le meilleur agent d'investigation est le courant électrique parce qu'il est de beaucoup le plus facile à doser.

Son application à l'étude des effets vaso-moteurs remonte à BROWN SEQUARD (6) qui montra que l'excitation du bout céphalique du sympathique cervical détermine des effets inverses de ceux produits par la section de ces nerfs ; rétrécissement des vaisseaux de l'oreille et abaissement de température. On s'est depuis beaucoup servi de l'électricité pour étudier les contractions vasculaires ; et il faut citer les noms de CLAUDE BERNARD (8), WALLER (9), VULPIAN (20), LEGROS et ONIMUS (32), F. FRANCK (37), ce dernier a étudié les variations de volume des différents organes en fonction des variations que présente le calibre des vaisseaux sous l'influence de l'excitation électrique des nerfs vaso-moteurs.

Mais dans aucune de ces recherches on ne s'est soucié d'introduire une notion de mesure ; autrement dit, si l'on s'est préoccupé de rechercher les moyens de mettre en jeu l'excitabilité des nerfs vaso-constricteurs pour en examiner ensuite les effets, on n'a pas eu l'idée d'étudier les caractéristiques de cette excitabilité. Il est vrai que cette étude présente quelques difficultés et nous avons vu, en particulier, qu'il était nécessaire de doser avec soin l'excitant employé. Seule, la méthode de

L. LAPICQUE présentant toute la souplesse nécessaire à ce point de vue était indiquée pour cette étude.

L. LAPICQUE et le docteur BOIGEY (94) l'ont commencée, j'ai expliqué plus haut dans quelles circonstances je l'ai reprise et continuée.

II

DISPOSITIF DES EXPÉRIENCES

I. EXPOSÉ DES RECHERCHES DES PRÉDÉCESSEURS. — Etant donné que mes recherches font suite à celles de LAPICQUE et BOIGEY (94), que par conséquent les points principaux de leur dispositif sont les mêmes que les miens et que leurs résultats sont nécessaires pour expliquer ceux que j'ai acquis, il est juste que je commence par exposer les uns et les autres.

a) *Préparation de l'animal.* — Les expériences ont été faites sur la Grenouille, en observant au microscope la circulation de la membrane inter-digitale. L'excitation portait sur le sciatique dans lequel, nous l'avons vu, sont contenues des fibres nerveuses vaso-motrices du membre inférieur correspondant.

Mais, en dehors de ces fibres, le sciatique contient aussi des fibres motrices pour les muscles de la jambe et du pied, sur lesquelles l'excitation agit de manière que chaque onde électrique provoque une secousse de la patte. Cette secousse paraissant de nature à empêcher ou tout au moins à gêner l'examen des variations du cours du sang, LAPICQUE et BOIGEY ont curarisé la grenouille.

Quand la circulation est normale, le vif mouvement des globules s'oppose à l'observation précise des seuils relatifs aux excitations que l'on produit, il vaut donc mieux opérer en circulation arrêtée. Pour cela, on dissèque le sciatique au milieu de la cuisse, en évitant les hémorragies, puis on lie fortement la cuisse en masse, ne laissant que le nerf en dehors de la ligature. On obtient ainsi un système clos composé d'artères, de veines, et des capillaires qui les unissent.

Une section faite en amont de la ligature sépare la patte du reste du corps ; le sciatique est également sectionné, ce qui provoque, comme il a été signalé plus haut, la dilatation paralytique des vaisseaux.

La patte est alors fixée sur une planchette de liège et la membrane inter-digitale maintenue modérément étalée à l'aide de quelques épingles au-dessus d'une fenêtre ménagée dans la planchette. On porte le tout sur la platine du microscope. Le sciatique est ensuite chargé sur un excitateur double impolarisable de LAPICQUE (88 bis).

b) *Mode d'excitation.* — Cet excitateur comprend un corps en ébonite, comprenant deux branches, l'une verticale, l'autre horizontale, disposées à angle droit (fig. 1).

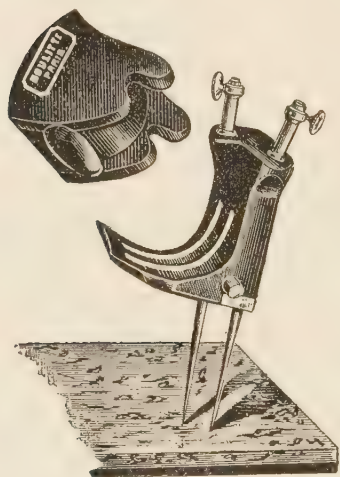


Fig. 1.

La branche verticale présente une certaine épaisseur dans laquelle se logent deux fils d'argent qui sortent à peu près au tiers de sa longueur et s'allongent ensuite sur la branche verticale peu épaisse à son extrémité, au fond de deux gouttières creusées dans l'ébonite. Les extrémités supérieures des fils d'argent aboutissent à deux bornes de cuivre placées au sommet de la branche verticale du corps de l'excitateur. La branche horizontale porte en outre de part et d'autre des gouttières, une encoche à bords soigneusement arrondis, et aux points de rencontre avec la branche verticale un petit tenon. L'excitateur se complète d'une sorte de couvercle en ébonite qui s'accroche aux tenons du corps principal et qui porte au niveau des encoches de la branche horizontale une excavation en dôme.

Pour se servir de cet excitateur, on remplit les gouttières d'une pâte de kaolin délayée dans une solution de chlorure de

sodium à 7/000. Puis on chlorure les fils d'argent par électrolyse en réunissant les deux bornes de l'excitateur au pôle positif d'un accumulateur dont le pôle négatif est relié à une petite lame métallique que l'on noie dans un excès de pâte de kaolin déposé sur les gouttières. Après une dizaine de minutes, l'électrode est séparée des accumulateurs, on enlève l'excès de pâte et l'on se trouve en possession d'un excitateur double impolarisable susceptible de servir ainsi pendant plusieurs jours.

Lorsque le nerf à exciter est dégagé des tissus sur une certaine longueur, on le soulève légèrement et on introduit dessous la branche mince horizontale de l'excitateur, de manière que le nerf passe d'une encoche à l'autre perpendiculairement aux deux gouttières. On place ensuite le petit couvercle et le nerf se trouve enfermé, sans autre contact que celui de la branche horizontale de l'excitateur, dans un mince tunnel en demi-cercle : il est ainsi totalement à l'abri de toute dessiccation et de tout tiraillement, ce qui permet de conserver constante son excitabilité pendant fort longtemps.

Le circuit d'excitation est celui décrit par L. LAPICQUE (92) spécialement pour les appareils physiologiques qui exigent normalement plusieurs excitations répétées (fig. 2). Ce circuit comprend une force électromotrice réglable au moyen d'un distributeur de potentiel D , une résistance R sans self, de 5.000 w. environ dont les extrémités sont reliées d'une part

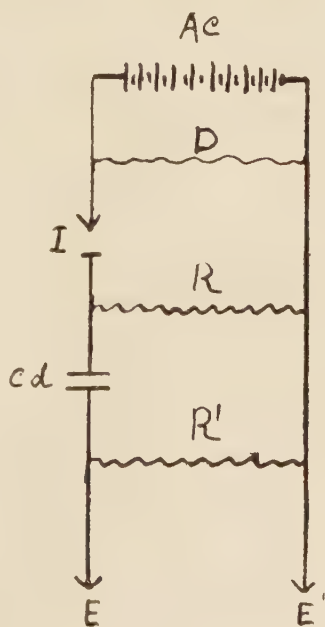


Fig. 2.

à la force électro-motrice, et d'autre part aux deux armatures terminales d'une série de condensateurs Cd gradués entre un microfarad et un dixième de micro-

farad. Les électrodes et le nerf qui y repose, plus une résistance supplémentaire R' , sont interposés sur une des connexions de la résistance R avec les condensateurs. Enfin un appareil I destiné à fermer et ouvrir le circuit rapidement est de même intercalé entre la force électro-motrice et la résistance R ; dans l'espèce cet appareil est une roue à goupilles de Marey.

A la fermeture du circuit, le condensateur se charge à travers R' plus le nerf, et comme la résistance du nerf est très grande par rapport à R' il n'est traversé que par une faible partie de l'onde de charge : autrement dit, la résistance R' shunte le nerf. A l'ouverture le circuit se décharge à travers $R + R' +$ le nerf. Il se produit donc deux ondes : onde de charge, ou de fermeture, onde de décharge ou d'ouverture. Dans les deux cas, les quantités Q d'électricité sont les mêmes mais de signes contraires ; en outre, l'onde de décharge, correspondant à une plus grande résistance, a un potentiel plus bas que l'onde de charge. Pour une différence de potentiel V ces caractères sont traduits dans les deux formules suivantes, la première relative à l'onde de charge, la seconde à l'onde de décharge.

$$I_1 = \frac{V}{R'} e^{-\frac{t}{R'C}} \quad I_2 = \frac{V\theta}{R + R'} e^{-\frac{t}{(R+R')C}}.$$

Enfin, puisque $Q = It$ est le même pour les deux ondes et que l'intensité est plus faible pour l'onde de décharge, cette onde doit durer plus longtemps. En résumé l'onde de charge est positive, courte et intense ; l'onde de décharge est négative, longue et peu intense. Ces qualités se traduisent dans les figures suivantes (Fig. 3) :

1° Onde de fermeture.

2° Onde d'ouverture.

Nous admettons avec LAPICQUE qu'au voisinage du seuil l'onde de fermeture seule est efficace.

On peut, grâce à ce dispositif, étudier les variations de l'intensité du courant en fonction de la durée du rythme ou du nombre des excitations.

c) *Résultats acquis.* — LAPICQUE et BOIGEX se sont surtout

occupés des variations de l'intensité du courant en fonction de la durée des excitations. Leurs résultats font partie de ceux sur lesquels se base la théorie des nerfs itératifs que nous avons

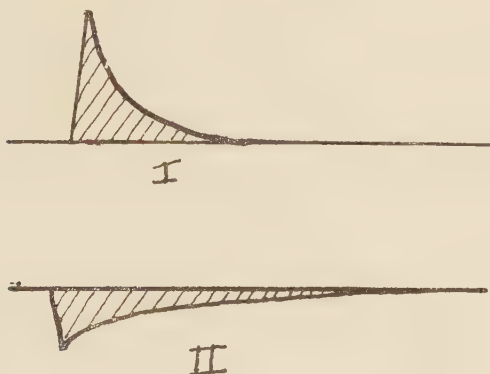


Fig. 3.

exposée plus haut. Ils ont vu que la variation de l'intensité en fonction de la durée se fait suivant une loi analogue à celle que l'on observe pour les nerfs moteurs et les muscles : à savoir diminution des voltages à mesure que les capacités augmentent.

Le manque de temps a empêché LAPICQUE et BOIGEY d'effectuer des expériences avec des capacités très élevées pour vérifier s'ils avaient bien atteint le seuil fondamental. Aussi n'ont-ils pu calculer la chronaxie des fibres vaso-constrictrices qu'en première approximation : ils lui attribuent une valeur de 2 à 3 millièmes de seconde environ.

Un second fait a été constaté par ces auteurs. Sans étudier à fond l'influence du nombre des excitations, ils ont mis en évidence le grand pouvoir de sommation des nerfs vaso-moteurs. C'est ainsi qu'au rythme de 3 excitations par seconde, la 50^e excitation ayant été inefficace, on obtient un effet après la 60^e, ce qui indique que les excitations ont pu s'additionner pendant 20 secondes.

Par conséquent, relation telle que nous l'avons décrite en parlant des lois de l'excitabilité entre le voltage liminaire et la durée de l'excitation, pouvoir de sommation considérable, tels sont les faits constatés par LAPICQUE et BOIGEY.

C'est en ce point que j'ai repris l'étude de l'excitabilité des nerfs vaso-moteurs.

II. MODIFICATIONS APPORTÉES A LA TECHNIQUE PRÉCÉDENTE. — J'ai dit plus haut que les grandes lignes de ma technique étaient les mêmes que celles suivies par mes prédécesseurs. Le dispositif électrique est en effet absolument le même, les expériences ont été faites également sur des grenouilles avec le même souci de se procurer un système vasculaire clos. Je n'ai apporté quelques modifications au mode opératoire de mes prédécesseurs que relativement à la préparation de l'animal.

a) *Préparation de l'animal.* — La première de ces modifications est relative au point du nerf à exciter. Sur des grenouilles de petite taille, ou même de taille moyenne, il est très difficile de préparer une longueur de circuit suffisante pour placer des électrodes sans produire une hémorragie. Il y a en effet une branche de l'artère sciatique, l'artère fémorale postérieure profonde, qui embrasse le nerf sciatique et qu'un léger effort suffit à rompre.

Or, pour bien observer le mouvement des globules dans les vaisseaux, il est nécessaire qu'un volume de sang suffisant, et aussi constant que possible, mette leur élasticité en tension : toute hémorragie est donc à éviter soigneusement.

Laissant alors le sciatique de côté on met à nu les nerfs lombaires en ouvrant l'animal par le ventre, et passant un gros fil sous ces nerfs, on lie fortement le tronc en masse, par le dos, à la base de la colonne vertébrale, de cette façon tous les vaisseaux se rendant aux membres postérieurs se trouvent liés. Après quoi, une section pratiquée en avant de la ligature sépare les pattes postérieures du reste du corps. La partie de la moelle qui subsiste est soigneusement détruite afin de faire disparaître les centres médullaires vaso-moteurs qui s'y trouvent et de provoquer ainsi la paralysie vaso-motrice des vaisseaux. On a donc en définitive une préparation comprenant la partie inférieure du tronc, et les membres postérieurs de la grenouille, avec les nerfs lombaires découverts et prêts à recevoir les excitations,

le tout constituant toujours un système clos, élastique, rempli de sang, et que l'on peut représenter très schématiquement par la figure ci-contre (fig. 4) A indique l'artère, V la veine, C le réseau de capillaires sur lequel porte l'observation. L et L' indiquent que les vaisseaux sont liés en ces points. Pendant les quelques minutes qui suivent la préparation de ce système le sang continue à couler des artères vers les veines d'un mouvement de plus en plus ralenti jusqu'au moment où les globules ayant atteint une position d'équilibre, ils demeurent parfaitement immobiles.

La préparation est fixée, pour pouvoir être examinée au microscope, sur une planchette de liège percée d'une ouverture rectangulaire munie d'une lamelle de verre au-dessus de laquelle on étale la membrane inter-digitale, la lamelle de verre est là pour faciliter l'étalement, dans un même plan, de la membrane, éviter les inégalités de tension qui entraveraient la mise au point du microscope et le dessèchement trop rapide de la préparation que l'on est d'ailleurs obligé d'humecter de temps en temps en déposant une goutte d'eau sur la lamelle de verre. En été même il faut, pour atténuer l'évaporation, munir l'objectif du microscope d'une sorte d'entonnoir en papier filtre imbibé d'eau qui entoure la membrane inter-digitale.

Le circuit d'excitation est, je l'ai déjà dit, composé de même façon que celui de LAPICQUE et BOIGEY. Je n'y reviens donc pas. Les électrodes sont aussi celles de LAPICQUE, on y charge le paquet de nerfs lombaires correspondant à la patte observée.

L'excitation se transmet aux vaisseaux par le nerf N, l'artère se contracte. Cette constriction entraîne une diminution de volume et une compression du sang. Les conséquences de cette

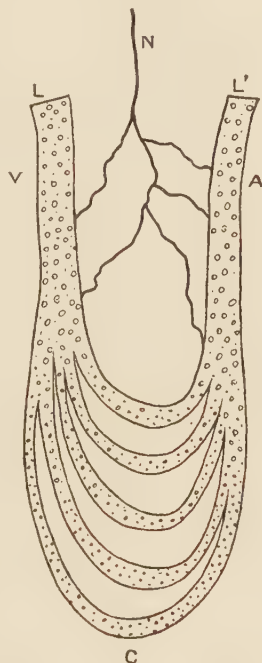


Fig. 4.

augmentation de pression peuvent être les suivantes : 1^o du plasma sanguin sort des vaisseaux pour passer dans les interstices cellulaires ; 2^o les capillaires et la veine se laissent dilater passivement et le sang s'écoule de l'artère vers la veine.

En ce qui concerne les capillaires, cette dilatation aurait pour conséquence l'issue du plasma dans les interstices cellulaires. En réalité les deux phénomènes ont lieu ; il ne peut être question de système clos que relativement à la durée des expériences. Sans qu'on puisse le vérifier de visu, il est certain, qu'en même temps qu'il y a dilatation passive des veines et des capillaires, du plasma sanguin sort des vaisseaux peu à peu, en sorte que la pression du système diminue progressivement. Ce fait est sans doute une des raisons pour lesquelles, au bout d'un certain temps, l'effet de la contraction cesse de se produire. Cependant cette sortie du plasma est très lente, et pour toute la durée de l'expérience il faut admettre qu'il y a surtout dilatation passive du système veineux. D'ailleurs quelles que soient, comparées aux conséquences de la contraction artérielle dans le système normal libre, les conséquences d'une contraction analogue dans le cas du système clos, cette contraction telle qu'elle est étudiée ici permet d'observer utilement l'action des nerfs vaso-constricteurs.

Donc, la diminution de volume de l'artère a pour conséquence un afflux du sang dans le sens normal, de l'artère à la veine. Disons tout de suite qu'il ne faut pas attendre pour cesser les excitations de voir les globules se mettre en marche ; on commettrait la faute que nous avons signalée chez STIRLING et chez WARD : le seuil serait dépassé. Or, pour les vaso-moteurs le temps de latence est relativement très grand, il peut être de plusieurs secondes ; il faut donc cesser toute excitation un temps assez long avant de rien constater. Ce fait, VULPIAN (35) l'avait déjà signalé à la suite d'une étude de l'action du courant électrique sur la constriction des vaisseaux : « Il ne faut, disait-il, laisser les électrodes en contact avec les vaisseaux, que peu de temps. Quand on les retire, l'artère peut n'avoir subi aucune modification de son diamètre puis peu à peu les deux bords du vaisseau

se rapprochent l'un de l'autre avec plus ou moins de lenteur (*) ».

Le mouvement du sang consécutif à l'excitation persiste tant que l'artère se contracte, il cesse quand le maximum de contraction est atteint : les globules se trouvent alors dans une nouvelle position d'équilibre. Cette position d'équilibre n'est que transitoire et dure fort peu. Peu à peu l'artère revient à son diamètre normal, le volume reprend sa valeur primitive, la pression s'abaisse, le sang reflue vers l'artère et les globules retrouvent leur équilibre primitif : l'état du système correspond de nouveau au schéma figure 4.

On se trouve suivre ainsi les différentes phases d'une courbe de contraction musculaire : 1^o phase de tension, correspondant à la partie horizontale de la courbe comprise entre le moment où l'on cesse les excitations et le moment où la courbe commence à monter ; (fig. 5).



Fig. 5.

2^o Mouvement de flux, coïncidant avec la phase ascendante de la courbe, phase active de la contraction ;

3^o Arrêt, correspondant au sommet de la courbe, phase d'état de la contraction ;

4^o Reflux, correspondant à la phase descendante de la courbe et à la décontraction, phase passive.

On peut même faire remarquer que les durées de ces diverses phases, en ce qui concerne le mouvement des globules, conservent, toutes proportions gardées, les mêmes valeurs relatives, phase de tension assez longue, flux des globules très rapide, passage par l'équilibre 2 presque instantané, le reflux bien que rapide l'est beaucoup moins que le flux.

(*) VULPIAN opérait non sur des artérioles, comme c'est le cas ici, mais sur des artères dont la contraction met plus de temps à se faire à cause de la plus faible proportion de tissu musculaire contractile.

En dehors du fait d'avoir changé le point d'excitation du nerf, j'ai apporté une autre modification à la technique de LAPICQUE et BOIGEY. On a vu que pour éviter les secousses musculaires qui résultent de l'excitation du sciatique, ces auteurs curarisaient la grenouille. Mais, préférant opérer dans des conditions aussi proches que possible de l'état naturel, j'ai supprimé la curarisation.

La question qui se pose alors est de savoir comment on pourra distinguer les mouvements imprimés aux globules par suite des secousses musculaires, des mouvements déterminés par l'action vaso-motrice. On peut aussi se demander dans quelle mesure ces secousses interviennent dans l'apparition et l'intensité du flux et du reflux des globules. A première vue, il paraît difficile de répondre à ces questions et cependant cela peut se faire aisément.

Il convient d'abord de faire remarquer qu'une fixation convenable de la patte et de la membrane interdigitale atténue considérablement l'effet des secousses musculaires.

En second lieu, il y a une grande différence entre le mouvement imprimé aux globules par les secousses musculaires et celui qui les anime par suite de la contraction artérielle. Dans le premier cas, les globules effectuent une succession de mouvements en avant et en arrière qui ont pour cause des variations de pression dues aux contractions des muscles extrinsèques du squelette. Ces variations se produisent aussi bien dans l'artère que dans la veine, elles sont fort brèves et ne peuvent déterminer que des mouvements des globules de faible amplitude et de courte durée. Au contraire, nous avons vu que dans le cas de l'effet vaso-constricteur les mouvements produits sont un flux et un reflux des globules précisément déterminés par une variation de pression dans un seul sens.

De plus, les mouvements produits par les secousses musculaires cessent avec ces secousses, et par conséquent, avec les excitations. Or, nous avons dit plus haut qu'il fallait cesser d'exciter bien avant de voir l'effet vaso-moteur se produire ; tout est donc parfaitement tranquille dans les vaisseaux lors-

que le flux des globules se produit et par conséquent il ne peut y avoir confusion entre les deux sortes de mouvements, ni influence des premiers sur l'apparition ou l'intensité du second.

Il arrive même quelquefois d'observer sur une artériole, et dans le cas d'une préparation bien nette, un rétrécissement du vaisseau survenant quelque temps après cessation des excitations, mais précédant de très peu le flux du sang. Ce phénomène peut être si marqué qu'il est possible, avec une chambre claire à micromètre, de noter les divers calibres du vaisseau dont la lumière peut même disparaître complètement. Inutile d'ajouter que rien de semblable ne se produit si l'excitation ne détermine que des secousses musculaires.

On pourrait se demander pourquoi je ne me suis pas servi de ce procédé pour étudier les effets de l'excitation des nerfs vaso-moteurs. Il est en effet plus direct et en apparence plus sûr que l'observation du flux et du reflux des globules, mais il se prête mal aux lectures du seuil. Les bords des artérioles sont souvent peu visibles, soit à cause de la présence dans les couches supérieures de la peau de cellules pigmentaires, soit parce que leur coloration ne se détache pas suffisamment sur celle des tissus sous-jacents. La visibilité des parois artérielles n'est en somme qu'une rareté, tandis que le mouvement des globules peut s'observer sur n'importe quel animal quelle que soit l'abondance de ses chromatophores ou la transparence de ses membranes inter-digitales.

Il résulte donc de ce qui précède que la non curarisation ne modifie en rien l'observation des mouvements des globules sanguins et qu'en résumé l'observation de l'oscillation des globules constitue un procédé de lecture de seuil très délicat tout en étant facile à manier.

b) *Précautions à prendre au cours des expériences.* — Avant d'exposer mes expériences je tiens à faire remarquer que je n'avance aucun chiffre qui ne soit expérimental. Or, les opérations demandent beaucoup de temps et de patience. En effet, nous avons vu plus haut que les nerfs vaso-moteurs ont un très grand pouvoir de sommation, de plus j'ai remarqué qu'ils ne

sont pas seulement capables d'additionner les excitations qui se succèdent régulièrement pendant un temps donné, ils peuvent aussi sommer des groupes d'excitations faits à longue distance. Expliquons-nous :

Si, ayant fait avec une intensité et un rythme donnés, 20 excitations par exemple sans obtenir d'effet vaso-moteur, on recommence à exciter après un repos de 20 secondes, on voit l'effet vaso-moteur se produire aussitôt après la 20^e excitation tout à l'heure inefficace, quelquefois même avant. Le même phénomène se produit si ayant atteint le seuil pour 25 excitations, on recommence à exciter très peu de temps après que la 25^e excitation est tombée, l'effet vaso-moteur apparaît à la 20^e ou même à la 15^e excitation.

RICHET (40) avait constaté quelque chose d'analogue à ce fait sur la pince de l'Ecrevisse. Le muscle soumis une longue série d'excitations électriques, d'intensité moyenne se contracte avec une grande lenteur. Si l'excitation cesse, le muscle se relâche aussitôt, mais si, le muscle s'étant relâché pendant quelques instants on l'excite de nouveau avec des courants d'intensité et de fréquence égales à celles des courants précédents, on voit le muscle se contracter bien plus rapidement. « Cette expérience », dit RICHET, « semble assez paradoxale car elle paraît prouver que le muscle loin de se fatiguer devient plus facilement excitable après avoir été quelque temps excité. Peut-être, ajoute-t-il, faut-il, voir là un effet d'addition latente à très longue distance ; les excitations antérieures s'étant accumulées, pour ainsi dire, dans le muscle de manière à augmenter son excitabilité pour les excitations consécutives. »

Quoi qu'il soit il y a un fait certain, c'est qu'entre deux groupes d'excitations, que le premier soit ou non efficace, il faut attendre un temps appréciable avant que le tissu excité revienne à l'état normal.

Dans nos expériences nous avons fixé ce repos à une minute au minimum. Il en résulte qu'il faut beaucoup de temps pour établir un seul chiffre, deux ou trois heures sont parfois nécessaires pour une seule expérience. De plus, on ne peut réussir

que sur des animaux dont le seuil ne varie pas pendant ce laps de temps. Or, cette constance du seuil ne se présente que pour des Grenouilles en très bon état, c'est-à-dire non anémiées par une privation prolongée de nourriture ou par une hémorragie due à une blessure quelconque. Mes expériences ayant été faites de janvier à mai, les animaux que j'ai eus entre les mains, bien que très satisfaisants en général, ont néanmoins présenté assez fréquemment cette anémie, surtout à la fin de l'hiver, et il en est résulté maintes fois que des expériences commencées ne pouvaient être terminées ou prises en considération, à cause de la trop grande variation du seuil ou même parce qu'il était impossible de déterminer ce seuil, l'effet vaso-moteur n'ayant pas lieu à cause de l'insuffisance de la quantité de sang contenue dans les vaisseaux.

Dans l'ensemble cependant, les résultats acquis convergent tous vers des lois générales semblables, et les expériences reproduites ici présentent des seuils sinon constants pour toute la durée de l'opération, du moins fort peu différents. Tels quels les chiffres obtenus suffisent amplement pour donner les grandes lignes des relations cherchées.

III

EXPÉRIENCES

I. EXPOSITION DES DIVERSES SÉRIES D'EXPÉRIENCES. — Nous avons vu en indiquant les caractéristiques générales des nerfs itératifs que dans l'étude de leur excitabilité il fallait tenir compte non seulement de la durée des excitations, mais encore de leur nombre et de leur rythme. Les nerfs vaso-moteurs étant, nous l'avons dit, des nerfs itératifs, l'étude de leur excitabilité consistera en conséquence à déterminer les variations de l'intensité des excitations successivement en fonction des trois autres éléments : Durée, Nombre, Rythme.

Il y aura donc trois séries d'expériences :

1° *Influence de la durée.* — Le nombre et le rythme des excitations étant fixes, on cherche l'intensité liminaire en fonction de la durée des excitations.

2° *Influence du nombre.* — La durée et le rythme des excitations étant fixes on cherche l'intensité liminaire en fonction de leur nombre.

3° *Influence du rythme.* — La durée et le nombre des excitations étant fixes on cherche l'intensité liminaire en fonction de leur rythme.

Pendant toute la durée de mes expériences, j'ai employé les mêmes appareils et les mêmes résistances, à savoir : pour le circuit de charge, 5.250 w., et pour le circuit de décharge, 9.650 w. La première résistance intervenant seule pour le calcul de la chronaxie puisqu'avec le dispositif de LAPICQUE l'onde de charge est seule regardée comme efficace au voisinage du seuil.

II. INFLUENCE DE LA DURÉE DES EXCITATIONS. — On a vu que l'étude de ce point avait été assez poussée par LAPICQUE et BOIGEY, mais que faute d'un essai avec une capacité suffisante ils ne pouvaient affirmer avoir atteint la rhéobase. Je me suis préoccupée d'éclaircir ce point : les expériences relatives à la durée des excitations se répartissent en deux séries : l'une faite avec 3 microfarads seulement, l'autre avec 7 microfarads, de manière à bien vérifier que dès 3 microfarads la rhéobase est atteinte et qu'une capacité plus élevée ne nécessite pas une diminution appréciable de l'intensité.

Dans les deux séries d'expériences le rythme employé a été de 3 excitations par seconde.

Première série d'expériences

Ex. 1. — 6 mars, nombre d'excitations : 20.

C en microfarade	V en volts
$12^0 \left\{ \begin{array}{l} 3 \\ 2 \\ 1 \\ 0,5 \\ 0,3 \end{array} \right.$	$\begin{array}{l} 1,5 \\ 1,8 \\ 2,25 \\ 3,5 \\ > 4 \end{array}$

Ex. 2. — 6 mars, nombre d'excitations : 20.

$15^0 \left\{ \begin{array}{l} 3 \\ 2 \\ 1 \\ 0,5 \\ 0,3 \\ 0,2 \end{array} \right.$	$\begin{array}{l} 0,5 \\ 0,7 \\ 1,3 \\ 2,4 \\ 3,25 \\ 4 \end{array}$
--	--

Ex. 3. — 12 mars. Nombre d'excitations : 60.

$12^0 \left\{ \begin{array}{l} 3 \\ 2 \\ 1 \\ 0,5 \\ 0,3 \end{array} \right.$	$\begin{array}{l} 0,9 \\ 1,1 \\ 1,5 \\ 2 \\ 2,3 \end{array}$
---	--

Ex. 4. — 12 mars. Nombre d'excitations : 20.

C en microfarads	V en volts
15° { 3	4,4
2	4,4
1	2,5
0,5	3
0,3	> 4

Seconde série d'expériences

Ex. 1. — (V. fig. 6). 13 mars. Nombre d'excitations : 20.

C en microfarads	V en volts	Quantités	Energie
12° { 7	4	7	7
3	4,2	3,6	4,32
1	2,4	2,4	4,41
0,5	3,5	4,75	6,40

Ex. 2. — 13 mars. Nombre d'excitations : 20.

16° { 7	0,4	2,8	4,12
3	0,5	4,5	0,75
1	0,8	0,8	0,64
0,5	4,4	0,55	0,60
0,3	4,7	0,50	0,86
0,2	2	0,4	0,80

Ex. 3. — 19 mars. Nombre d'excitations : 20.

C en microfarads	V en volts
16° { 7	0,4
3	0,5
1	1
0,5	2,2
0,3	2,8
0,1	> 4

La seconde série d'expériences montre qu'il n'existe entre 7 microfarads et 3 microfarads qu'une différence très faible relativement à leur influence sur le voltage et pratiquement négligeable. On peut donc affirmer qu'à partir de la capacité 3 on entre dans la zone des capacités indifférentes et que la rhéobase est atteinte.

Si l'on se reporte alors à la première série d'expériences effectuées avec 3 microfarads seulement, la constatation précédente donne aux chiffres obtenus toute leur valeur, le premier voltage liminaire correspond bien au seuil fondamental.

Construisons avec les chiffres obtenus dans la première expérience faite avec 7 microfarads une courbe des voltages en fonction de la capacité comme pour les nerfs moteurs (fig. 6).

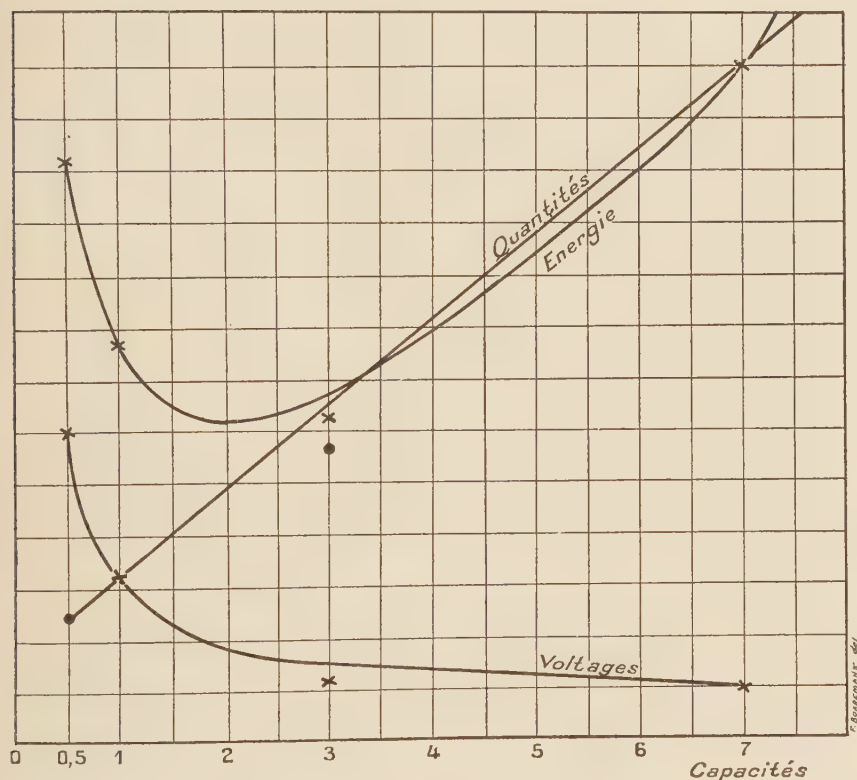


Fig. 6.

Cette courbe a l'aspect d'une hyperbole équilatère, elle montre nettement que le voltage augmente lorsque la capacité diminue et ce, suivant une loi tout à fait analogue à celle qui existe pour les nerfs moteurs ordinaires et pour les muscles, et que l'on connaît sous le nom de loi d'excitation.

A partir de la capacité 3, la courbe tend vers une asymptote parallèle à l'axe des capacités, ce qui confirme le fait que les capacités plus élevées sont sans effet sur le voltage : à partir de ce point le seuil ne varie plus pour des capacités plus fortes.

La courbe monte ensuite assez lentement de la capacité 3 à la capacité 1, mais une fois celle-ci atteinte l'ascension devient beaucoup plus rapide, ce qui indique que pour de faibles capacités il faut un voltage très élevé pour atteindre le seuil.

Etant certaine d'avoir atteint la rhéobase, je puis calculer sur cette expérience la chronaxie au moyen de la décharge qui atteint le seuil avec un voltage double du voltage rhéobasique.

La résistance R est de 5.250 w., j'indique par Cw * la capacité correspondante au double du voltage rhéobasique, elle est ici égale à 1,1 microfarads, soit $1,1 \times 10^{-6}$ farad.

En me servant de la formule de LAPICQUE :

$$\tau = R.Cw \times 0,37,$$

j'ai donc :

$$\tau = 5250 \times 1,1 \times 10^{-6} \times 0,37,$$

soit :

$$\tau = 0^s,002.$$

C'est la valeur même que LAPICQUE et BOIGEY avaient admise en première approximation. Par conséquent, en même temps que le résultat acquis par eux se confirme, il est aussi démontré que la non curarisation de la Grenouille n'influe en rien sur l'exactitude de l'expérience.

Il n'y a pas que la courbe des voltages dont l'allure soit analogue à celle de la courbe des nerfs moteurs et des muscles. Si l'on fait le produit du voltage par la capacité, c'est-à-dire si l'on calcule la quantité d'électricité mise en jeu à chaque excitation, on peut, avec les chiffres obtenus, établir une courbe des quantités en fonction des capacités; on remarquera alors que la quantité diminue quand la capacité décroît et inversement (fig. 6). Enfin si l'on fait le produit CV^2 de la capacité par le carré du voltage, on obtient la quantité d'énergie mise en jeu

(*) Notation Lapicque.

à chaque excitation; une courbe construite avec les chiffres obtenus, en fonction de la capacité (fig. 6) montre que l'énergie passe par une valeur minimum au voisinage de la chronaxie, s'accroît lentement vers les capacités élevées, très rapidement au contraire vers les capacités faibles.

C'est l'ensemble des constatations établies pour tous les nerfs moteurs en général.

Dans un mémoire récent intitulé « De l'excitation des nerfs et des muscles », HOORWEG (99) a signalé ces résultats et comparé leur représentation graphique à celle des résultats qu'il a lui-même obtenus dans des conditions semblables : « Il y a lieu, dit-il, de mentionner les recherches microscopiques de M^{lle} G. KOENIGS sur la circulation du sang dans la membrane nata-toire de la grenouille, faites en 1912, dans le but d'établir la chronaxie des nerfs vaso-moteurs. Il est bien remarquable que la représentation graphique des résultats obtenus par M^{lle} KOENIGS, en ce qui concerne le voltage, la quantité d'électricité et l'énergie électrique nécessaires pour un effet minimum, correspond exactement à la figure 1 du présent article ». Cette figure représente précisément un ensemble de trois courbes relatives respectivement aux variations du voltage, de la quantité d'électricité, et de l'énergie nécessaires pour atteindre le seuil, et construites en fonction des diverses capacités employées.

III. INFLUENCE DU NOMBRE DES EXCITATIONS. — Parmi les auteurs que j'ai cités au début de ce travail, on a vu que MULERT seul s'était préoccupé d'étudier l'influence du nombre des excitations; mais il s'est borné à constater que l'effet produit augmente avec le nombre sans indiquer s'il existe une relation précise entre l'un et l'autre.

Relativement aux nerfs vaso-moteurs, j'ai signalé que LAPICQUE et BOIGEY avaient constaté leur grand pouvoir de sommation, mais sans établir une loi de variation de l'intensité liminaire en fonction du nombre.

C'est ce point que j'ai voulu préciser et voici par quel procédé.

Partant d'un maximum de 60 excitations, au rythme de 3 par seconde, je cherche le seuil, pour ce nombre, puis pour des nombres moindres, jusqu'à 5 excitations au minimum. Voici les chiffres de plusieurs expériences. La capacité est, en général, de 2 microfarads, parfois de 1 microfarad seulement.

Ex. 1. — 7 février. 2 microfarads. $T = 17^{\circ}$.

Nombre des excitations	V en vols
60	0,5
20	1
15	1,5
10	2

Ex. 2. — 20 février. 2 microfarads. $T = 13^{\circ}$.

60	1,1
40	1,4
30	1,7
20	2

Ex. 3. — 21 février. 2 microfarads. $T = 17^{\circ}$.

60	0,5
35	0,8
15	1
10	1,3
8	1,5
6	1,8
5	2

Ex. 4. — 27 février. 1 microfarad. $T = 17^{\circ}$.

60	0,8
25	1
15	1,3 (v. fig. 7).
10	1,5
8	1,8
5	2

Ex. 5. — 3 mars. 2 microfarads. $T = 15^{\circ}$.

60	1
50	1,2
40	1,65
30	1,8
20	2
10	2,4
5	3,5

Ex. 6. — 26 mars. 2 microfarads. $T = 17^{\circ}$.

Nombre des excitations	V en volts
60	1,3
30	2,2
20	3
10	4,2

Ex. 7. — 27 mars. 2 microfarads. $T = 15^{\circ}$.

60	0,7
30	0,9
20	1
10	1,3

Ex. 8. — 16 avril. 2 microfarads. $T = 13^{\circ}5$.

60	0,8
30	1,5
20	2,2
10	3
60	0,8

Ex. 9. — 13 avril. 2 microfarads. $T = 15^{\circ}$.

60	1,2
30	2,5
20	3
10	4,3

Ex. 10. — 17 avril. 2 microfarads. $T = 10^{\circ}5$.

60	1,5
30	2,8
20	4
10	6
60	1,5

Ex. 11. — 23 avril. 2 microfarads. $T = 14^{\circ}$.

60	0,8
30	1
20	1,4
10	2
60	0,8

La simple lecture des chiffres permet de se rendre compte que le voltage liminaire varie avec le nombre des excitations. Pour bien observer cette variation et préciser le sens dans

lequel elle s'effectue, le mieux est de construire comme pour l'influence de la durée, une courbe du voltage en fonction du nombre des excitations (fig. 7). J'ai pris comme exemple l'expérience du 27 février.

La courbe construite présente, comme celle de la durée,

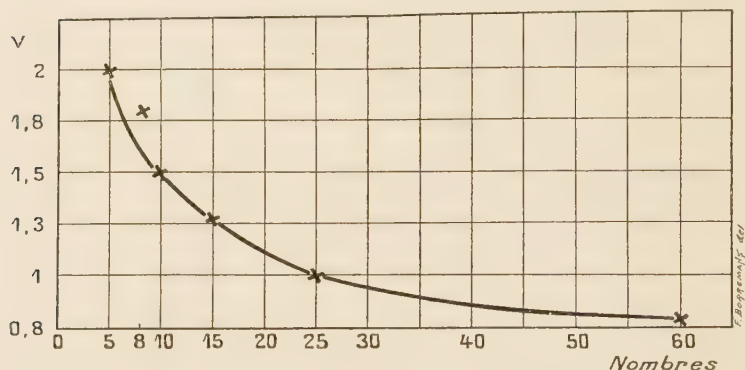


Fig. 7.

l'aspect d'une hyperbole équilatère, elle montre nettement que le voltage augmente lorsque le nombre des excitations diminue et inversement. Pour des nombres élevés l'intensité croît lentement, à partir de 20 excitations et à mesure que le nombre décroît, la courbe remonte rapidement indiquant un accroissement rapide de l'intensité.

Il faut remarquer une particularité très importante de cette courbe : pour une valeur du nombre supérieure à l'unité elle tend vers une asymptote parallèle à l'axe des voltages. Ce qui signifie que pour cette valeur du nombre des excitations il faut une intensité extrêmement grande (pratiquement infinie) pour obtenir une réaction. Ce fait met bien en évidence la propriété des nerfs vaso-moteurs de n'entrer en jeu que sous l'influence de plusieurs excitations. Au-dessous de 5 excitations, et même avec des voltages très élevés, je n'ai jamais pu obtenir un effet appréciable.

Les vaso-moteurs appartiennent donc bien à cette catégorie

de nerfs que L. LAPICQUE a appelés nerfs itératifs et dont nous avons parlé dans l'Introduction.

D'autre part, j'ai constaté après LAPICQUE et BOIGEY que le seuil fondamental est atteint avec 60 excitations. Si, après avoir fait ces 60 excitations avec une intensité donnée, on n'obtient aucun effet, il est inutile de continuer : un nombre plus grand ne donne pas davantage de résultat. La courbe indique très bien ce fait : à partir de 60 excitations, elle devient parallèle à l'axe des nombres, ce qui indique qu'on entre alors dans la zone des nombres indifférents.

De ces diverses constatations on peut conclure que l'influence du nombre des excitations se fait très nettement sentir entre 60 et 5 et entraîne une variation du voltage d'une forme analogue à celle constatée pour la durée des excitations.

En même temps se trouve vérifié le grand pouvoir de sommation des vaso-moteurs, établi par mes prédécesseurs puisque, avec des excitations au rythme de 3 par seconde, j'ai, comme eux, constaté un temps de sommation de 20 secondes. On verra plus loin, avec des rythmes plus lents, que ce pouvoir est encore plus considérable.

IV. INFLUENCE DU RYTHME DE L'EXCITATION. — On a vu que les opinions des auteurs sont très diverses relativement aux rapports du rythme et du nombre des excitations, je n'ai pas pu étudier cette question pour des raisons purement matérielles. Par contre, STIRLING, MULERT, LAPICQUE et MEYERSON, sont unanimes à reconnaître que les variations du rythme entraînent des variations de l'intensité. J'ai voulu, pour les nerfs vaso-moteurs, établir la forme de cette variation.

Ici, les expériences ont été particulièrement difficiles. J'ai dit que l'appareil mécanique employé pour fermer et ouvrir le circuit était une roue à goupilles de Marey. Je n'avais donc d'autre moyen de varier les rythmes que de faire varier en conséquence le nombre de ces goupilles. Entre deux essais, effectués avec des rythmes différents, il a donc fallu à chaque fois visser ou dévisser rapidement les goupilles pendant le temps de

repos qui sépare ces essais, temps nécessaire sans doute, mais qui ne doit pas dépasser certaines limites si l'on veut opérer dans des conditions d'excitabilité aussi constantes que possible. A cause de cette complication dans le maniement des appareils, j'avais cru d'abord devoir n'accepter les chiffres obtenus que sous réserve. Mais j'ai eu depuis l'occasion de refaire l'étude de l'influence des rythmes, en me servant cette fois du cylindre à cames de L. LAPICQUE. Grâce à cet appareil on passe instantanément d'un rythme à un autre en faisant glisser parallèlement au cylindre à cames, le support du levier qui assure le contact électrique. Rien n'est plus commode que ce dispositif avec lequel j'ai retrouvé d'ailleurs, des résultats en tout semblables à ceux obtenus avec la roue à goupilles, ce qui rend à ces derniers toute leur valeur.

Les rythmes varient de 3 excitations par seconde à $3/4$ d'excitation par seconde. Pour cette dernière fréquence je n'ai jamais pu obtenir de réponse avec moins de 60 excitations, c'est pourquoi toutes les expériences ont été faites avec ce nombre fixe de 60 excitations. La capacité employée est de 2 microfarads.

Première série d'expériences.

Ex. 1. — 30 avril. 2 microfarads. $T = 13^{\circ}$.

Rythmes	V en volts
3	2
1,5	2,8 (fig. 8).
1	4
0,75	> 7,7

Ex. 2 — 1^{er} mai. 2 microfarads. $T = 15^{\circ}$.

3	2,5
1,5	3,7
1	5,3
0,75	10

Ex. 3. — 11 mai. 2 microfarads. $T = 15^\circ$.

Rythmes	V en volts
3	1,1
1,5	1,5
1	4
0,75	> 10

Seconde série d'expériences

(Avec le cylindre à cames).

$R = 5.625 \omega$ — 60 excitations — 2 micros — $T = 14^\circ$.

Ex. 1. — Mai 1914.

Rythmes	V en volts
3	2,3
1,5	2,9
1	4,2
0,75	8,5

Ex. 2. — Mai 1914.

3	2,1
1,5	2,8
1	3,9
0,75	8

A l'aide des chiffres de la première expérience de la première série j'ai construit une courbe du voltage en fonction des rythmes (fig. 8).

La variation du voltage est indiscutable : elle se fait toujours dans la même forme que pour les cas précédents ascension lente pour les grandes fréquences, puis à partir du rythme 2 ascension très rapide.

A partir du rythme $3/4$ par seconde, la courbe tend même vers une asymptote parallèle à l'axe des voltages, montrant ainsi que pour obtenir un effet avec une fréquence encore moins grande, il faudrait un voltage pratiquement infini.

Pour le rythme 3 également, il convient de faire remarquer

qu'à partir de ce point la courbe devient parallèle à l'axe des voltages, ce qui indique que des fréquences plus grandes

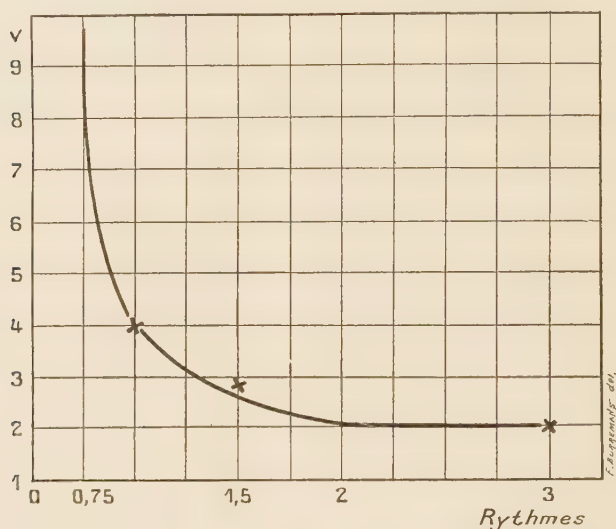


Fig. 8.

seraient indifférentes : le seuil atteint avec le rythme 3 ne change plus.

Pour mes expériences la zone d'influence des rythmes est donc comprise entre 3 excitations et $3/4$ d'excitation par seconde.

Il convient d'ailleurs de faire une réserve et de dire que ces résultats ne sont valables que pour l'époque de l'année à laquelle ils ont été acquis. Il se pourrait, en effet, que pour des températures plus élevées, des rythmes plus rapides que 3 par seconde soient efficaces avec une intensité moindre et que le rythme $3/4$ ne le soit plus du tout.

V. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS. — En étudiant l'excitation des nerfs vaso-moteurs suivant le procédé que j'ai indiqué, j'ai constaté les faits suivants : 1° le voltage liminaire varie en fonction de la durée des excitations, suivant une loi tout à fait comparable à celle des nerfs moteurs ordinaires et connue sous le nom de

loi d'excitation. La chronaxie calculée d'après les données expérimentales est de 0,002 ;

2° Le voltage liminaire varie en fonction du nombre des excitations, depuis un minimum atteint pour 60 excitations jusqu'à une valeur pratiquement infinie atteinte aux environs d'une excitation, la courbe des voltages construite en fonction du nombre est analogue à la précédente ;

3° Le voltage liminaire varie en fonction du rythme des excitations depuis un minimum atteint aux températures considérées, pour le rythme 3 par seconde jusqu'à une valeur proche de l'infini pour le rythme 0,75 par seconde. La courbe des voltages en fonction des rythmes étant encore analogue aux précédentes.

DEUXIÈME PARTIE

Excitabilité des nerfs pigmento-constricteurs

I

HISTORIQUE

I. PRÉLIMINAIRES. — C'est au cours des recherches sur les nerfs vaso-moteurs que mon attention a été attirée sur le système pigmentaire de la Grenouille. Lorsqu'on examine au microscope une membrane inter-digitale de *Rana fusca* par exemple, on constate que cette membrane présente, en outre du réseau capillaire, une véritable mosaïque de taches de couleur et de forme variables. Les unes sont jaunes, les autres vertes, quelques-unes bleues, le plus grand nombre noires. Quant à leur forme, elle est tantôt étoilée ou fortement ramifiée, tantôt globulaire — et surtout extrêmement variable en ce qui concerne particulièrement les taches pigmentaires noires. C'est cette variabilité qui avait attiré mon attention au cours de l'étude des nerfs vaso-moteurs.

Lorsque la membrane digitale venait d'être placée sous le microscope il arrivait fréquemment que l'artériole en observation était à peine visible, dissimulée sous des taches pigmentaires noires très ramifiées ; mais après un certain temps d'excitation électrique l'artériole était nettement visible et l'on

pouvait alors constater que les taches noires avaient pris une forme globulaire, tout prolongement ayant disparu.

Ce changement de forme paraissant se produire sous l'influence des excitations électriques il m'a paru intéressant d'étudier les caractéristiques de l'excitabilité des taches pigmentaires noires chez la Grenouille. Les taches pigmentaires jaunes, bleues ou vertes, ne présentent que peu ou point cette faculté de changer aussi complètement de forme.

Mais avant d'étudier cette excitabilité, il est nécessaire de bien connaître la nature et les réactions des mélanophores.

Les taches pigmentaires noires ou mélanophores ne se rencontrent pas seulement dans la membrane inter-digitale, elles sont répandues sur toute la surface du corps de la Grenouille, de plus, un grand nombre d'animaux en possèdent également, c'est la répartition de ces mélanophores qui donne aux différentes parties du corps des couleurs déterminées et c'est la faculté qu'ont ces éléments de pouvoir changer de forme qui détermine les variations de la coloration totale ou générale de leur corps.

Certains Reptiles, les Poissons, les Céphalopodes, sont ainsi susceptibles de présenter, à des degrés différents, ces changements de coloration, et un grand nombre d'auteurs se sont préoccupés de savoir quels étaient les conditions et le mécanisme de ces variations.

C'est sur les Batraciens et en particulier sur les Grenouilles qu'ont porté la majorité des recherches à cause des facilités apparentes d'observations qu'ils présentent. Mes expériences ayant également porté sur les Grenouilles, j'ai pensé qu'il ne serait pas inutile de faire ici un court exposé historique et critique de ces recherches afin de mieux situer le point particulier de l'étude des chromatophores que je me suis proposé d'éclaircir.

La majorité des ouvrages relatifs aux changements de couleur chez la Grenouille sont des études des chromatophores noirs ou mélanophores, il semble en effet que ce soit presque uniquement grâce à eux que se produisent ces variations. Ils sont de

beaucoup les plus sensibles des corpuscules pigmentaires ; généralement plus grands, plus ramifiés, ils siègent dans le derme et entre les cellules épithéliales où ils jouent le rôle d'écran vis-à-vis de leurs congénères diversement colorés. Sont-ils étendus et ramifiés ? Les teintes jaune, verte, ou bleue, disparaissent : l'animal devient sombre. Sont-ils rétractés et globuleux ? Les chromatophores clairs reparaissent, et l'animal est revêtu d'une pâle livrée.

Sans doute, les chromatophores clairs sont eux aussi susceptibles de varier leur forme, mais la lenteur et le faible degré de ces variations ne permettent point de les observer efficacement. Ce sont donc des mélanophores qui font l'objet principal des recherches des auteurs.

Diverses questions se posent à leur sujet au point de vue morphologique et au point de vue physiologique. Nous résumerons brièvement les résultats auxquels on est parvenu quant au premier de ces points ; nous réservant de nous étendre plus longuement sur le côté physiologique de la question.

II. LES MÉLANOPHORES. — *Etude morphologique.* — a) *Formes.* — D'après la majorité des auteurs, les mélanophores ont une forme ramifiée variable. Chez l'animal adulte, ils se composent d'un corps cellulaire et de prolongements plus ou moins étendus (LEYDIG (38), EHLMANN (51), EBERTH (62), FUCHS (70), FISCHER (75), LIEBEN (78)).

La grosseur des mélanophores varie avec celle des animaux et serait, d'après LISTER, pour une Grenouille de moyenne grosseur de 85 μ de long pour 38 μ de large et 16 μ d'épaisseur. Les prolongements ramifiés des mélanophores, en particulier de ceux de l'épiderme, sont de moyenne longueur (HERING (28)), ZIMMERMANN (50) ; leurs extrémités sont d'une très grande finesse (LISTER (19), LEYDIG (38)), s'enchevêtrent plus ou moins de manière à former un réseau et s'introduisent entre les cellules épidermiques.

b) *Constitution.* — La substance fondamentale des mélanophores est un protoplasme incolore et paraît comprendre deux

parties : l'une visqueuse, le *hyaloplasme*, est le siège des fonctions de nutrition, l'autre fluide, le *kinoplasme*, prend une part active à tous les autres phénomènes essentiels de la vie du mélanophore et en particulier à tous ses mouvements. Le noyau, peu apparent dans l'état d'extension, est généralement invisible quand le mélanophore est contracté. Il fut découvert par LISTER chez *Rana temporaria*. Il forme un point clair de forme ovoïde, ordinairement situé dans une partie excentrique du mélanophore.

Le pigment contenu dans les mélanophores est en réalité brun noir, il paraît noir quand il se présente en masse et brun si on l'observe en couches minces. Il est constitué de corpuscules arrondis extrêmement ténus, mais susceptibles de se grouper en corpuscules plus importants. Ces corpuscules sont colorés par une substance définie chimiquement : la *Mélanine*.

La répartition du pigment dans la cellule paraît uniforme, cependant l'étude des prolongements des chromatophores et de leurs mouvements, tend à prouver que les corpuscules pigmentés sont en suspension dans la partie la plus mobile du protoplasme, dans le kinoplasme. Cette remarque nous conduit au point de l'étude des mélanophores qui a donné lieu au plus grand nombre de discussions, à savoir la nature et le mécanisme des changements de forme de ces éléments.

c) *Mouvements*. — Nous l'avons dit au début, les mélanophores ont une forme ramifiée variable. Ce sont des cellules à mouvements étendus, pouvant passer de la forme étoilée à la forme globuleuse pour revenir à la forme étoilée (ETERNOD et ROBERT 81). De quelle nature sont ces mouvements ? La cellule y prend-elle part dans son intégrité ? ou s'agit-il seulement de variations dans la distribution du pigment ?

Les auteurs comme VIRCHOW (13), V. WITTICH (14), LEYDIG (19), HERING (28), surtout VULPIAN (33), POUCHET (39), BIMMERMANN (41), et plus récemment NÈGRE (74) et GOLOVINE (76), sont d'accord pour déclarer que les changements de forme des mélanophores sont des phénomènes de contraction et de rétraction tout à fait analogues aux mouvements dits « amiboïdes ». Toute la cellule y prend part, elle est susceptible d'étendre ou de rentrer les

prolongements plus ou moins étendus dans lesquels le pigment se répand inégalement. EHRMANN (51), CARNOT (66) et FISCHEL (75), se rangent à cette hypothèse, FISCHEL en particulier insiste sur ce fait qu'autour des mélanophores contractés il n'y a plus aucune apparence de prolongement et que, de plus, à chaque expansion, les prolongements ne se produisent pas forcément aux points occupés par les précédents.

Une seconde conception relative aux mouvements des mélanophores est due à LISTER (19), et à H. MULLER (21). Pour eux, les prolongements sont de formes et de positions invariables. Le pigment seul se meut, rendant les prolongements visibles quand il les remplit, et c'est parce que le protoplasme est incolore que l'on a pu croire que la cellule comme le pigment prenait une forme globulaire en rentrant ses prolongements. A l'appui de leur hypothèse ces auteurs produisent des photographies d'un même mélanophore avant et après contraction et ils déclarent avoir pu colorer artificiellement des prolongements protoplasmiques autour de ce mélanophore alors que le pigment formait un amas globulaire central.

On peut leur objecter que les prolongements des mélanophores s'insinuent généralement dans les espaces inter-cellulaires de l'épiderme; or, ces espaces sont invariables, il y a donc des chances pour que les prolongements soient toujours de même amplitude et qu'ils se reproduisent aux points occupés par les précédents. Quant aux prolongements protoplasmiques colorés aussitôt après rétraction du pigment, on peut expliquer leur présence si l'on admet que les corpuscules pigmentaires sont contenus dans le kinoplasme qui plus fluide et plus mobile que le hyaloplasme visqueux, effectue plus rapidement le mouvement de rétraction en sorte que le pigment et le kynoplasme sont déjà rétractés alors que le hyaloplasme forme encore des prolongements autour du mélanophore. Des photographies des cellules soumises à l'action du colorant un certain temps après rétraction du pigment ne présentent plus les prolongements observés par LISTER et H. MULLER (FISCHEL 75). En résumé, nous dirons donc que les mélanophores sont des cellules ni fixes ni

mobiles, mais sédentaires, susceptibles d'étendre et de rétracter des prolongements dans lesquels se meut le pigment foncé en suspension dans la partie la plus fluide du protoplasme.

III. ETUDE PHYSIOLOGIQUE. — Nous abordons maintenant le point de vue physiologique de l'étude des mélanophores. Il a donné lieu, au moins autant que le point de vue morphologique, à un grand nombre de recherches et de discussions. Dans une étude approfondie, il y aurait lieu tout d'abord d'établir une distinction entre les réactions qui se produisent dans les mélanophores des animaux à l'état larvaire et celles qui ont lieu dans ceux des adultes; mais, étant donné que des expériences faites au cours du présent travail ont toutes porté sur des adultes, nous nous bornerons à envisager les faits qui les regardent plus spécialement.

a) *Action de divers agents sur les mouvements des mélanophores.* — Divers agents extérieurs ont une action manifeste sur les mouvements des mélanophores.

L'action de la *lumière* par exemple a été indubitablement constatée par divers auteurs : HARLESS (11), L. MEYER (12), V. WITTICH (14), LISTER (19), HERING (28). Ils ont vu que *Rana temporaria* et *Rana esculenta* présentent une couleur claire à la lumière et une couleur foncée à l'obscurité; c'est-à-dire que la lumière provoque la réaction des mélanophores qui reprennent leur forme ramifiée à l'obscurité. Mais en quel point de l'organisme s'applique cette influence? Certains auteurs, V. WITTICH (14), d'abord, STEINACH (53), EHLMANN (57), BIEDERMANN (58), FUCHS (71), ensuite, ont cherché à établir que la lumière agissait directement sur les chromatophores. Mais leurs expériences sont sujettes à critiques et n'apportent aucune preuve à l'appui de leur hypothèse. D'un autre côté les partisans de l'hypothèse de la protection par le pigment concluent tout naturellement à une modification de la couleur par voie réflexe et transmise par les yeux.

Il est certain que l'extirpation des yeux, la section des nerfs optiques déterminent d'abord un fort éclaircissement de l'ani-

mal dû à l'excitation produite par l'opération, puis ensuite un assombrissement attribué cette fois à la suppression de la vue (LISTER (19)), CARNOT (66-67). Mais d'autres auteurs : (DUTARTRE (48), STEINACH (53) BIEDERMANN (58), FUCHS (71), déclarent que cet assombrissement est dû aussi bien que l'éclaircissement à l'excitation causée par la lésion et qu'après un certain temps un animal aveuglé présente les réactions normales à l'excitation lumineuse.

La question de la voie suivie par la lumière pour produire des changements de coloration reste donc ouverte, mais il n'en demeure pas moins certain que la lumière influe sur les mélanophores pour provoquer leur contraction soit par voie directe, soit par voie réflexe, peut-être des deux façons.

La *température et l'humidité* de l'atmosphère ont aussi une influence sur la coloration des Amphibiens. Ce sont ces deux facteurs qui déterminent les variations de coloration de ces animaux au cours des saisons. V. WITTICH (14), LEYDIG (38) et WERNER (49) ont mis en évidence le fait qu'en hiver ou en automne les Amphibiens paraissent plus sombres qu'en été ou au printemps. LEYDIG observe également que des animaux placés dans des pièces chauffées sont plus clairs que ceux conservés dans des pièces froides. La chaleur aurait donc une action pigmento-constrictrice. HERING (28), BIMMERMANN (41) et BIEDERMANN (58) l'ont parfaitement reconnu, mais malgré leurs nombreuses expériences ils n'ont pu parvenir à déterminer si l'action de la chaleur s'applique directement aux chromatophores ou s'exerce par l'intermédiaire du système nerveux. D'ailleurs ce qui rend l'étude de l'action de la chaleur particulièrement délicate est la difficulté qu'il y a à faire varier la température sans déterminer en même temps des variations de l'état hygrométrique de la peau de l'animal en observation. Or, on a pu observer que l'état *hygrométrique* de l'atmosphère influe également sur l'état des chromatophores. BUSCH (23) et WERNER (49) rangent l'humidité dans les facteurs d'assombrissement de la peau. LISTER (19) étudie spécialement *le dessèchement* et lui reconnaît une influence éclaircissante, ce que confirment BIE-

DERMANN (58) et FUCHS (70) : les Grenouilles qui sont ordinairement sombres à une basse température et dans l'obscurité, deviennent claires si on les sèche. BIEDERMANN (58) croit que le dessèchement développe son action indirectement par une action prolongée du système nerveux, FUCHS (70) ne repousse pas cette hypothèse, mais il pense qu'une action périphérique directe exercée sur les chromatophores peut coexister avec l'action indirecte. En tout cas, le point d'application de l'influence du dessèchement n'est point encore nettement déterminé.

Il est un autre facteur d'ordre interne cette fois, et qui semble avoir une influence plus marquée que les précédentes sur l'état des chromatophores : *c'est la circulation*.

Les premières constatations ont été faites par BUSCH (23) sur des larves de Grenouilles. Si l'on arrête la circulation, les mélanophores se contractent pour revenir à l'état d'extension si la circulation est rétablie. LISTER (19) remarque également qu'une courte suspension du courant sanguin suffit à déterminer une longue incapacité de fonctionner des chromatophores. HERING (28), EHRMANN (51) BIEDERMANN (58), et LIEBEN (78) font les mêmes constatations, et FUCHS (70) fait remarquer que les mélanophores seuls sont atteints par les variations circulatoires : les autres chromatophores ne manifestent rien.

Enfin, parmi les autres causes qui déterminent des variations dans l'état d'expansion ou de rétraction des chromatophores, il faut surtout citer les *excitations mécaniques ou électriques* de la peau. Un choc, un pinçon, une coupure, une saisie brusque, déterminent l'éclaircissement général d'une *Rana temporaria* par exemple. L'excitation électrique de la peau conduit au même résultat : les chromatophores d'une patte soumise pendant 5 minutes à l'excitation électrique, au moyen d'un appareil de DU BOIS REYMOND deviennent sphériques (ETERNOD et ROBERT (81)). Ces excitations mécaniques ou électriques agissent par les sensations qu'elles font naître : peur ou douleur. Il s'agit là de réflexes de couleur compliqués et non de la simple excitation directe des chromatophores de la peau comme cela peut avoir lieu pour la lumière, la chaleur ou l'humidité. Nous avons vu

d'ailleurs que ces mêmes facteurs, d'après l'opinion de divers auteurs, modifient également la coloration par voie réflexe.

La réalisation de ces réflexes implique l'existence de centres de la coloration, et nous arrivons au côté de beaucoup le plus important de la question, à savoir le rôle du système nerveux dans les changements de forme des chromatophores.

b) *Influence du système nerveux.* — L'influence du système nerveux sur les mouvements des chromatophores est généralement admise, mais les voies suivant lesquelles s'exerce cette influence font l'objet de discussions nombreuses.

D'après les observations de la plupart des auteurs V. WIT-
TICH (14), GOLZ (27), VULPIAN (33), BIMMERMANN (41), BIEDERMANN (58),
FUCHS (71), LIEBEN (78), SOLLAUD (82), l'excitation de certains
nerfs comme ceux de la peau du dos, le sciatique ou les nerfs
lombaires, est suivie d'un éclaircissement de la région cutanée
correspondante. La coloration primitive se rétablit un certain
temps après cessation des excitations, si les conditions géné-
rales demeurent normales. La section des mêmes nerfs amène
également un éclaircissement de la peau, qui après un temps
plus ou moins long devient au contraire plus foncée du côté où
les nerfs sont sectionnés (LISTER (19)).

D'autres auteurs, tels que L. MEYER (12), HERING (28), EHR-
MANN (51), MARCHESINI (83), trouvent par contre que l'excitation
et la section des nerfs sont sans action sur les chromatophores.

On serait donc réduit à l'incertitude si l'on se bornait à envi-
sager ces conclusions contradictoires sans se demander s'il n'y
a pas lieu d'attribuer les résultats négatifs à des erreurs d'ex-
périences. En effet, si l'on examine avec soin les techniques
adoptées par les auteurs en question, on s'aperçoit qu'ils ont
généralement omis de faire entrer en ligne de compte les fac-
teurs pigmento-moteurs que nous avons envisagés plus haut :
lumière, chaleur, humidité, variations de la circulation, action
mécanique, etc... Les expériences d'excitation sont faites sur
des Grenouilles déjà claires ou bien encore les nerfs destinés à
être excités sont fortement lésés par la préparation qu'on leur a
fait subir.

On conçoit donc, dans ces conditions, que la section d'un nerf ou son excitation ne soient pas suivies d'un assombrissement de la région cutanée correspondante ou que le degré d'assombrissement soit variable. Les données contradictoires des auteurs précités viendraient par conséquent de ce qu'ils n'ont pas tenu suffisamment compte de ces faits, et l'on peut tenir comme certaine l'influence de l'excitation des nerfs périphériques sur la coloration.

Les avis sont encore partagés sur la manière dont agit cette influence. Pour BIEDERMANN et plusieurs autres l'excitation des nerfs agit directement sur les mélanophores, tandis que LISTER (19), HERING et HOYER (28) et GOLOVINE (76) soutiennent que l'excitation nerveuse n'influe sur la contraction des mélanophores que par l'intermédiaire du système vasculaire. Ils apportent trois faits à l'appui de leur hypothèse.

En premier lieu, d'après les expériences de BIMMERMANN, l'assombrissement qui se produit après section d'un nerf ne serait pas la preuve d'une paralysie complète des mélanophores, puisque cet auteur a pu voir une jambe à sciatique coupée s'éclaircir à la lumière et s'assombrir à l'obscurité. En second lieu, l'assombrissement post-opératoire n'est que passager. Quelques jours après section du sciatique le membre opéré présente à peine une différence de teinte avec celui qui est normalement innervé.

Enfin si l'on coupe chez une Grenouille foncée toutes les parties molles d'une cuisse et les nerfs sauf l'artère et la veine principales, il n'y a pas de changement de coloration tant que la circulation s'effectue. Les chromatophores s'arrondissent si l'on pince l'artère ou la veine et reprennent leur état d'expansion si l'on rétablit la circulation.

De ces faits, les auteurs précités concluent que les variations de coloration observées après section d'un nerf ne sont dues qu'au traumatisme opératoire, puisque la patte opérée peut réagir normalement et reprendre sa teinte primitive après un certain laps de temps. Par suite, les mélanophores ne seraient point directement influencés par le système nerveux. Le troi-

sième fait paraît en effet montrer clairement que tous les nerfs étant coupés le système nerveux continue à manifester son influence sur les mélanophores tant que les vaisseaux restent intacts, ce qui amène à conclure que l'action du système nerveux s'exerce exclusivement par l'intermédiaire du système vasculaire ; soit par des filets nerveux passant dans la paroi des vaisseaux (BIEDERMANN (38)), soit indirectement par les variations de la circulation causées par l'excitation des nerfs vasomoteurs (GOLZ (27)).

C'est à CARNOT (66-67) qu'il appartient d'avoir éclairci la question. Il a montré qu'une jambe sectionnée entre deux ligatures et réunie au corps par le nerf sciatique intact seul, présente l'éclaircissement normal si l'on excite le nerf. De plus quand on a obtenu l'assombrissement qui suit la section du sciatique et que l'on excite l'animal entier, l'éclaircissement s'étend à tous les corps sauf à la patte paralysée. Ces deux faits prouvent bien que des filets colorateurs passent avec le sciatique, ces filets reçoivent du système nerveux central dans les conditions normales, les impulsions coloratrices et sont d'une importance essentielle. Mais, en dehors du sciatique, il existe d'autres voies coloratrices et ce sont précisément les nerfs passant avec les vaisseaux et signalées par BIEDERMANN. D'après CARNOT ces filets nerveux seraient destinés non seulement à maintenir l'effet colorateur venu du système nerveux central, mais encore à constituer une voie susceptible de suppléer à la voie principale, par le sciatique, si celle-ci était supprimée et ainsi s'explique le fait du retour à la coloration normale d'une patte dont le sciatique est sectionné depuis plusieurs jours.

En résumé, il y a donc jusqu'à présent deux voies de passage pour l'influx nerveux qui se rend aux chromatophores : les filets du sciatique et ceux des vaisseaux sanguins, ces deux voies étant susceptibles de se suppléer mutuellement. Dans le sciatique, CARNOT a voulu voir des filets pigmento-constricteurs et des filets pigmento-dilatateurs par analogie avec les filets vaso-constricteurs et vaso-dilatateurs, mais il n'a pu justifier son hypothèse. Dans tous les cas, s'ils existent, les pigmento-

dilatateurs pas plus que les vaso-dilatateurs n'ont d'action tonique celle-ci étant réservée aux pigmento-constricteurs. En effet, la section du sciatique après un éclaircissement traumatique détermine un assombrissement de la peau, donc une diffusion du pigment qui indique que les mélanophores ont été soustraits par l'opération à une influence constante du système nerveux ou tonus pigmentaire (BIEDERMANN (58)).

L'existence de ce tonus suppose celle d'un centre de la coloration.

c) *Les centres de la coloration.* — La recherche de ce centre a conduit les auteurs à l'étude de l'influence des diverses parties du système nerveux central sur la coloration.

D'après STEINER (47) et BIEDERMANN (58) le centre principal de la coloration chez la Grenouille serait situé dans le cerveau médian et plus précisément entre les couches et les lobes optiques. STEINER a en effet observé qu'une section faite en ce point détermine un assombrissement de tout le corps persistant jusqu'à la mort de l'animal. Mais après extirpation des couches optiques BIEDERMANN a constaté l'absence de tout changement réflexe de coloration ce qui a montré en particulier que les excitations par dessèchement se transmettent par les couches optiques car lorsque celles-ci sont sectionnées le dessèchement ne cause plus d'éclaircissement : aussi BIEDERMANN considère-t-il les couches optiques comme un centre tonique principal des mélanophores. Cependant SOLLAUD (82) est plutôt de l'avis de STEINER et place aussi ce centre entre les couches optiques et les lobes optiques, car une forte excitation portée en ce point détermine un assombrissement marqué. On peut penser que STEINER et SOLLAUD sont dans le vrai et expliquer la divergence de vues de BIEDERMANN par ce fait qu'en enlevant les lobes optiques on excite très probablement le point situé entre ces organes et les couches optiques.

Les hémisphères ne paraissent contenir aucun centre essentiel de coloration chez les Amphibiens. Leur extirpation effectuée par FUCHS (86) et par CARNOT (66-67) demeure inefficace.

L'action du cervelet n'a été étudiée que par GOLZ, elle paraît

devoir être nulle. Les variations de coloration qu'amène son extirpation peuvent être attribuées aussi bien à une excitation passagère des lobes optiques au cours de l'opération.

La moelle allongée, bien que considérée comme sans influence par BIEDERMANN, doit être néanmoins rangée dans les voies coloratrices, car après décapitation l'animal devenu sombre s'éclaircit tout entier par excitation de la moelle allongée. CARNOT a montré également qu'après section du bulbe l'animal s'assombrit bien que toute excitation coloratrice continue à agir normalement. Enfin SOLLAUD (82) va plus loin et place dans la partie postérieure du bulbe le centre réflexe pigmento-constrictor qui d'après lui exerce un tonus constant sur les mélanophores. Mais il ne justifie pas cette assertion.

La destruction de la moelle détermine d'après HARLESS (11) un assombrissement général. LEYDIG (16), LISTER (19) et BIEDERMANN le constatent aussi, mais la section est suivie d'effets variables suivant le point qu'elle intéresse.

Faite en arrière de la naissance du plexus brachial elle détermine un assombrissement de la moitié postérieure du corps (HERING (28)), au voisinage du calamus elle entraîne une paralysie générale des chromatophores, tandis qu'elle n'est suivie que d'une paralysie partielle des chromatophores des jambes lorsqu'elle est faite au niveau de la naissance des nerfs lombaires. Dans tous les cas l'assombrissement produit n'est qu'éphémère.

Des sections faites au-dessus du plexus brachial, ou au-dessous du plexus lombaire, restent à peu près inefficaces.

Il ressort de toutes ces recherches que les voies coloratrices sont répandues suivant un vaste espace dans la moelle et que les centres généraux qui y sont contenus n'ont qu'une importance secondaire puisque leur action n'est qu'éphémère.

Le système nerveux sympathique a également une fonction coloratrice. La section des rami communicantes du sciatique (L. MEYER (12)) ou des ganglions abdominaux (VULPIAN (35)), l'extirpation du ganglion cervical d'un côté, déterminent un éclaircissement passager suivi d'un assombrissement du côté opposé.

Si l'on sectionne la moelle au-dessus de la naissance des nerfs lombaires, une excitation électrique de la moelle postérieurement au point de section, détermine l'éclaircissement uniforme de tout le corps. Mais si l'on sectionne les rami communicantes allant aux nerfs spinaux, la partie postérieure du corps reste sombre tandis que la partie antérieure s'éclaircit normalement. Un rami communicantes reste-t-il intact ? La région cutanée correspondante s'éclaircit également (DUTARTRE (48)).

Inversement si l'on coupe les filets sympathiques du plexus lombaire et que l'on excite le bout central du sciatique, la jambe s'éclaircit tout entière (DUTARTRE (48)). Il est donc bien établi non seulement que le système nerveux sympathique a des fonctions coloratrices, mais encore qu'il peut suppléer à la voie médullaire si celle-ci vient à faire défaut et réciproquement.

d) *Trajet des nerfs pigmento-constricteurs*. — BIEDERMANN a recherché le chemin suivi par les filets du sympathique jusqu'à la peau. Il conclut de ses expériences que ce sont eux qui se rendent dans les parois des vaisseaux. En effet on a vu plus haut qu'une Grenouille dont une jambe n'est réunie au corps que par les vaisseaux, présente sur toute sa surface les changements de couleur normaux, mais si l'on vient à détruire, par action locale de la chaleur (eau chaude) les filets nerveux passant par les parois des vaisseaux, on voit chez l'animal devenu clair, la jambe opérée s'assombrir. On aurait obtenu sans doute le même résultat en sectionnant les filets sympathiques du plexus lombaire.

C'est à SOLLAUD (82) qu'il appartient d'avoir déterminé le chemin suivi par les filets colorateurs du sympathique au-dessus de la région étudiée par BIEDERMANN. Avec CARNOT (66-67) il croit que les nerfs colorateurs sont de deux sortes : constricteurs et dilatateurs; les seconds n'exerçant qu'une inhibition des premiers pour permettre aux mélanophorès de reprendre leur état normal. Leur action serait ainsi identique à celle des nerfs vasodilatateurs vis-à-vis des nerfs vaso-constricteurs.

D'après SOLLAUD les fibres pigmento-constrictrices quittent la moelle au niveau du plexus brachial par les deuxième et troi-

sième nerfs rachidiens, et passent dans le cordon sympathique de chaque côté. Celles qui se rendent à la tête suivent cette voie jusqu'au ganglion de GASSER, pénètrent dans la cavité crânienne et sortent avec le trijumeau. Les autres suivent le cordon sympathique en sens inverse, pénètrent par les rami communicantes dans les nerfs mixtes de la région dorsale et des membres postérieurs.

Si les choses se passent ainsi on comprend aisément qu'une section de la moelle au-dessous du plexus brachial n'entraîne que des perturbations passagères de la coloration, tandis qu'une section faite au niveau du plexus détermine des assombrissements d'autant plus intenses et durables qu'il y a un plus grand nombre de filets colorateurs supprimés, mais toujours inégaux ce qui explique les résultats divers obtenus par des auteurs différents.

Quant aux fibres dilatatrices ou mieux inhibitrices, suivant le rôle que leur attribue SOLLAUD, elles quitteraient l'encéphale par le trijumeau pour se rendre au ganglion de GASSER. Celles destinées à la tête passeraient à nouveau dans les branches du trijumeau. Les autres descendraient dans le cordon sympathique cervical le quittant pour gagner la paroi des vaisseaux du système aortique et se ramifier avec eux à la périphérie de tout le corps. Mais l'action inhibitrice de ces filets ne s'accorde pas avec les recherches de BIEDERMANN et de CARNOT. Ceux-ci ont en effet observé que les changements réflexes de la coloration peuvent se produire même s'il ne subsiste que les filets vasculaires, et CARNOT qui croit aussi à l'existence de deux sortes de fibres coloratrices, attribue aux unes une action constrictrice et aux autres une action nettement dilatatrice, car il déclare en outre que l'état normal des chromatophores est un état d'équilibre modifiable en deux sens opposés par les dites fibres. Le maintien de cet équilibre constituerait précisément le tonus pigmentaire exercé par le système nerveux central.

e) *Relations anatomiques des nerfs avec les chromatophores.*

— Il reste encore à éclaircir un point de l'inervation des chromatophores : c'est celui des relations anatomiques de ces élé-

ments avec le système nerveux. L'étude en a été entreprise par divers auteurs, mais elle n'a pas donné de résultat décisif, car sur une préparation vivante les terminaisons nerveuses ne sont pas visibles, et sur préparation fixée les mélanophores sont contractés en une masse opaque au travers de laquelle les terminaisons nerveuses ultimes sont invisibles.

C'est à LEYDIG (16) que l'on doit les premières tentatives des recherches des relations anatomiques entre les mélanophores et le système nerveux. Il conclut à l'existence de réseaux nerveux entourant la cellule pigmentaire, sans indiquer d'ailleurs où se terminent les filets qui le constituent.

D'après les recherches de BALLOWITZ (10) sur les Poissons, il y a autour des mélanophores deux classes de terminaisons nerveuses unies par un réseau ; des filets nerveux s'en détachent qui pénètrent dans le mélanophore de telle manière que si les cellules pigmentaires sont contractées les fibres nerveuses restent toujours en contact avec elles, ce qui conduit à penser qu'elles pénètrent dans leur épaisseur tout en restant indépendantes du protoplasme.

SOLLAUD (82), déclare trouver la même disposition chez les Grenouilles, mais pas plus que LEYDIG, il n'a pu découvrir les terminaisons ultimes des filets nerveux perdues sans doute dans la masse pigmentaire.

Les travaux d'EBERTH et de BUNGE (62) et de GOLOVINE (76) ne jettent pas plus de lumière sur la question et à l'heure actuelle il n'existe aucune description indiscutable de l'union anatomique des nerfs et des mélanophores. Il va de soi que cette lacune ne change rien aux faits qui établissent l'influence du système nerveux sur les mélanophores et que nous avons examiné plus haut.

IV. DÉFINITION DES MÉLANOPHORES DE LA PEAU DE LA GRENOUILLE. — Cherchons à présent à dégager de tout ce qui précède une notion précise du mélanophore de Grenouille. Voici ce que nous pouvons dire : les mélanophores de la peau de la Grenouille sont situés dans le derme et entre les cellules épithéliales.

Ils comprennent une masse centrale qui émet des prolongements plus ou moins ramifiés souvent disposés en réseaux. Ces prolongements s'insinuent entre des cellules épidermiques de telle sorte que leur forme et leur étendue sont, dans une certaine mesure, déterminées par l'espace compris entre ces cellules. Ils sont remplis, ainsi que la masse centrale, d'un protoplasme incolore comprenant un hyaloplasme visqueux et un kinoplasme fluide, lequel tient en suspension les corpuscules du pigment brun noir auquel les mélanophores doivent leur couleur. Enfin on a pu déceler la présence d'un noyau dans la masse centrale, ce qui prouve bien que les mélanophores sont des cellules.

Les chromatophores noirs présentent la particularité remarquable de pouvoir effectuer des mouvements amiboïdes grâce auxquels ils varient leur forme sans pour cela changer de place. Ils passent ainsi de l'état étoilé à l'état globulaire en rentrant leurs prolongements et reviennent à l'état primitif en les étendant à nouveau.

Ces mouvements peuvent se produire par action directe de certains facteurs extérieurs tels que la lumière ou intérieurs comme les variations de la circulation, sur les mélanophores ; mais ils sont surtout sous la dépendance du système nerveux et le plus souvent les changements de forme des mélanophores sont des réflexes mis en jeu au moyen d'actions diverses exercées sur les centres par des agents variés tels que lumière, chaleur, état hygrométrique de l'atmosphère, etc... L'excitation des nerfs centrifuges, de la moelle, ou des filets du sympathique conduit au même résultat.

Voici donc déterminées, avec autant de précision que le permet l'état actuel des recherches, la manière d'être des mélanophores de Grenouille et les circonstances qui la conditionnent.

V. BUT DES EXPÉRIENCES ENTREPRISES. — J'ai dit plus haut que mon attention avait été attirée sur les mélanophores au cours de mes recherches sur les nerfs vaso-moteurs de Grenouille.

Ayant en effet remarqué que les mélanophores s'arrondissaient pendant les expériences, j'avais attribué ce phénomène à une action probable des excitations électriques. D'après ce que nous venons de voir, et en raison du fait que les expériences sur les nerfs vaso-moteurs se faisaient en circulation arrêtée, on est conduit à se demander si la rétraction des mélanophores, n'était pas, dans ce cas, provoquée par l'arrêt de la circulation.

D'autre part, nous avons vu qu'une contraction des mélanophores s'observe après excitation du nerf sciatique alors même que la circulation est normale. Doit-on, en définitive considérer cette contraction comme une conséquence de l'excitation de fibres pigmento-constrictrices ou comme une conséquence des variations circulatoires causée par l'excitation des fibres vaso-motrices que contient le sciatique ?

Le but de ce travail a été précisément d'essayer de montrer qu'il existe des fibres motrices pour les mélanophores et de déterminer la caractéristique d'excitabilité de ces fibres.

II

DISPOSITIF DES EXPÉRIENCES

I. PRÉCAUTIONS A PRENDRE, PRÉPARATION DE L'ANIMAL. — Pour étudier l'excitabilité des fibres pigmento-motrices au moyen de l'excitation du sciatique, avec toute l'exactitude possible, il est d'abord nécessaire d'empêcher toute action autre que cette excitation d'intervenir. Il faut par conséquent éviter les variations de la circulation, de la température, de l'état hygrométrique, éviter aussi l'action de la lumière, les sensations douloureuses.

C'est ce à quoi nous nous sommes efforcés et on verra plus loin qu'en fait, bien que les observations portent comme pour les nerfs vaso-moteurs sur la membrane inter-digitale de la Grenouille, la préparation de l'animal est toute différente.

En effet une des premières conditions à remplir est que la circulation reste normale. Par conséquent, pas de suppression des centres sans lesquels la circulation s'arrête et dont la destruction entraîne des hémorragies abondantes. Il faut opérer sur des Grenouilles intactes et se borner à sectionner le sciatique de la patte observée.

Afin d'éviter l'action de la lumière par l'intermédiaire des yeux, la partie antérieure de l'animal est enfermée dans un sac de toile à mailles serrées.

Pour parer autant que possible à l'action de la température, les Grenouilles sont amenées dans la pièce où se font les expériences plusieurs jours avant d'être utilisées et elles y séjournent jusqu'à la fin des expériences.

Quant à l'état hygrométrique de leur peau, il ne peut varier

qu'au cours des expériences, puisque le reste du temps les Grenouilles habitent des cristallisoirs où l'on maintient un peu d'eau ; il suffit d'humecter légèrement leur peau pendant les expériences.

Les sensations douloureuses que pourrait provoquer la fixation de l'animal sont également soigneusement évitées. La Grenouille à observer doit être fixée sur une silhouette affectant grossièrement la forme de son corps et taillée dans de la fibre, composition compacte, isolante, formée de pâte de bois additionnée d'une certaine proportion de caoutchouc et fortement comprimée.

Saisie doucement dans son cristallisoir, la Grenouille est déposée sur cette silhouette où de larges tresses de toile la maintiennent solidement mais sans exercer de pressions excessives. Point d'épingles qui causent des sensations douloureuses, de brusques efforts, et des hémorragies. La silhouette est percée au niveau de l'extrémité des membres inférieurs d'une ou de deux ouvertures rectangulaires munies de lamelles de verre au-dessus desquelles on étale les membranes inter-digitales pour l'examen au microscope. A cet effet les doigts des pattes postérieures sont munis à leur extrémité de bouclettes de fil dans lesquels passent les épingles destinées à maintenir étalées lesdites membranes inter-digitales.

L'animal ainsi disposé, il ne reste plus qu'à porter la silhouette support sur la platine du microscope, puisque les mélanophores comme les capillaires seront examinés au moyen de cet instrument.

Le procédé d'excitation est exactement le même que celui employé pour les nerfs vaso-moteurs. Le bout périphérique du circuit est chargé sur une électrode double impolarisable de LAPICQUE, et puisqu'il s'agit ici encore, ainsi que nous le verrons plus tard, de nerfs itératifs, le circuit comprend également un instrument destiné à rythmer les excitations. Pour les nerfs vaso-moteurs on s'était servi d'une roue à goupilles de Marey ou d'un cylindre à cames ; ici le métronome nous a fourni une échelle de rythmes très suffisante.

IV. MODE D'OBSERVATION. — Nous avons vu que l'observation des mélanophores se faisait au microscope comme celle des vaso-moteurs, mais il se présente ici une nouvelle difficulté. Si les différentes phases de l'action des nerfs vaso-constricteurs sont rapides et peuvent être observées dans un laps de temps très court, il est loin d'en être de même pour les phénomènes pigmento-moteurs. En effet si la contraction des mélanophores est assez rapide, par contre leur retour à l'état normal demande plusieurs heures; encore la contraction n'est-elle rapide que relativement à l'extension, car elle demande plusieurs minutes alors que celle des vaisseaux dure à peine quelques secondes.

Or, il est indispensable de comparer très exactement entre eux les différents états des cellules pigmentaires, il a donc fallu recourir au dessin pour fixer les phases de la contraction. A cet effet on munit l'oculaire du microscope d'une chambre claire permettant de dessiner les contours des taches pigmentaires observées aux moments voulus.

Avant d'exposer mes recherches, je dois insister sur leur caractère particulièrement délicat. J'ai montré qu'il fallait éviter les hémorragies, les variations de température, l'action de la lumière, les excitations mécaniques ou douloureuses, et j'ai indiqué ce que j'ai cru devoir faire pour y arriver; mais il serait illusoire de penser que ces précautions étant prises, l'action des facteurs étrangers à l'excitation expérimentale est entièrement annihilée. Quoi qu'on fasse, surtout si l'on opère en hiver ou en plein été, on ne peut empêcher la température de varier dans la salle où on opère, on ne peut davantage empêcher l'animal de s'agiter sous l'empire de la frayeur lorsqu'on le saisit. Enfin et surtout la plus grande source d'incertitude est dans ce fait que l'on ne peut faire deux essais successifs rapprochés sur un même animal.

En effet, admettons qu'une excitation ait été efficace, les mélanophores se contractent, or nous savons qu'il leur faut plusieurs heures pour revenir à l'état normal : il n'y a donc qu'une seule chose à faire, détacher la grenouille et la remettre dans son cristalliseur.

Supposons maintenant que les excitations demeurent sans effet apparent ; les chromatophores ne bougent pas, on pourrait alors se croire autorisé à faire immédiatement une nouvelle série d'excitations : ce serait une erreur. En effet nous savons, d'après la théorie de l'addition latente, qu'une excitation ou qu'une série d'excitations qui demeure sans effet tangible n'est pas cependant sans exercer une action sur l'appareil excitable. Quand nous cessons d'exciter nous ne savons pas à quelle distance du seuil nous nous trouvons, et si en recommençant à faire tomber les excitations nous n'allons pas permettre à ce que RICHET appelle « l'addition latente à longue distance » de se produire. Il faut donc laisser la préparation se reposer quelques instants.

On peut admettre, il est vrai, que ce temps de repos soit moins long que si l'excitation avait été efficace ; mais ce repos n'en est pas un pour les mélanophores si en attendant un nouvel essai la Grenouille reste en place sur la platine du microscope, c'est-à-dire exposée à l'action de la lumière, au dessèchement, et plus ou moins mal à son aise, en sorte que les mélanophores subissant peu à peu ces diverses influences se contractent lentement au lieu de revenir à l'état d'expansion. Cette fois encore il n'y a rien de mieux à faire que de remettre l'animal en liberté.

Il n'est pas besoin d'ajouter que cette obligation allonge considérablement les opérations et nécessite une grande patience malgré que l'on prenne soin d'avoir plusieurs animaux en expérience à la fois. De plus, il va sans dire que les résultats acquis d'un essai à l'autre ne sauraient être rigoureusement comparables. En effet, bien que l'on repère assez soigneusement la plage observée de la membrane inter-digitale pour qu'il soit possible, comme nous le verrons plus loin, de retrouver d'un essai à l'autre les chromatophores choisis, rien n'autorise à affirmer que les conditions de l'expérience restent identiquement semblables à elles-mêmes depuis la première observation jusqu'à la dernière.

Il ressort de tout cela que seule une certaine constance dans les résultats obtenus a permis de leur accorder une valeur

quelconque et d'en dégager les lois générales relatives à l'excitabilité des mélanophores de la Grenouille. Encore avons-nous dû nous borner à une mesure de chronaxie, l'étude de l'influence du nombre ou du rythme des excitations étant tout à fait impraticable dans ces conditions.

III

EXPÉRIENCES

I. EXPOSÉ DES DIVERSES SÉRIES D'EXPÉRIENCES. — Le premier objet de ce travail est d'abord d'établir que l'excitation électrique du bout périphérique du sciatique sectionné détermine la contraction des mélanophores.

Pour cela il faut d'abord fixer, par un dessin à la chambre claire, l'état des mélanophores quelque temps après section du sciatique, et avant toute excitation. Il faut ensuite effectuer un dessin des mêmes corps pigmentaires après excitation.

Ces deux dessins suffiraient pour constater qu'il y a eu contraction des mélanophores, mais ils ne pourraient autoriser à attribuer cette contraction à l'influence de l'électricité, il faut en plus montrer que dans la patte non opérée ni excitée, mais soumise comme l'autre à l'action des agents extérieurs les chromatophores n'ont pas changé de forme. Enfin, il faut encore montrer qu'un certain temps après cessation de l'excitation les mélanophores reviennent à leur extension normale. En résumé il faudrait donc :

- 1° Un dessin de la patte opérée avant l'excitation.
- 2° Un dessin de la patte intacte avant excitation de l'autre.
- 3° Un dessin de la patte opérée après excitation.
- 4° Un dessin de la patte intacte après excitation de la patte opérée.
- 5° Un dessin de la patte opérée après retour à l'état normal.

Mais la confection de ces dessins, bien qu'assez rapide, demande tout de même un certain temps à cause de leur nombre. Il faudrait notamment faire deux dessins avant toute exci-

tation, or il y a intérêt à abréger l'exposition de l'animal aux agents extérieurs. Comme d'autre part les nombreuses observations ont prouvé que les mélanophores sont toujours au même état d'extension dans les deux pattes d'un même animal, on s'est borné à prendre le dessin des chromatophores de la patte éclairée avant excitation.

Enfin, comme plusieurs expériences ont été faites sur le même animal, le retour à l'état normal constaté chaque fois n'a pas toujours fait l'objet d'un dessin, le fait même de pouvoir recommencer une expérience sur le même sujet ayant paru suffisant pour affirmer ce retour.

De même d'ailleurs pour la comparaison avec la patte intacte, l'état normal constaté ne fait que pour exemple l'objet d'un dessin. Il ne reste donc au total que :

1° Dessin de la patte après opération et avant excitation.

2° Dessin de la patte opérée après excitation.

3° Dessin de la patte intacte après excitation.

4° Dessin de la patte opérée après retour à l'état normal.

en mentionnant même que les deux derniers dessins ne sont pas toujours exécutés.

Mais qu'ils le soient ou non, les mélanophores doivent toujours être observés en ces diverses phases. Ceci nécessite un repérage minutieux de la plage de chromatophores en observation. Dans certains cas, où les mélanophores sont peu nombreux, il suffit de noter sur un schéma de la patte étalée les doigts entre lesquels est comprise la portion de membrane observée et l'emplacement du cercle lumineux situé immédiatement au-dessous de l'objectif.

Dans les cas plus compliqués, il faut joindre à ce premier croquis un dessin plus précis. Avec un grossissement plus faible que celui employé pour l'expérience même, on dessine à la chambre claire les principales artérioles ou veinules qui se trouvent au voisinage des mélanophores observées. Il devient alors relativement facile de les retrouver, mais il faut encore avoir bien soin de conserver aux doigts un écartement semblable dans chaque opération.

Ce point fixé, voici une série de dessins destinés à établir que l'excitation électrique du bout périphérique du sciatique détermine la contraction des mélanophores.

II. INFLUENCE DE L'EXCITATION DU BOUT PÉRIPHÉRIQUE DU SCIATIQUE.

— *Expérience I.* — Rythme 1 par seconde, 3 minutes d'excitation 2 micros 1^v,5.

Le premier dessin représente l'état des chromatophores un certain temps après section du sciatique alors que l'animal vient d'être fixé sur la platine du microscope. Le second dessin

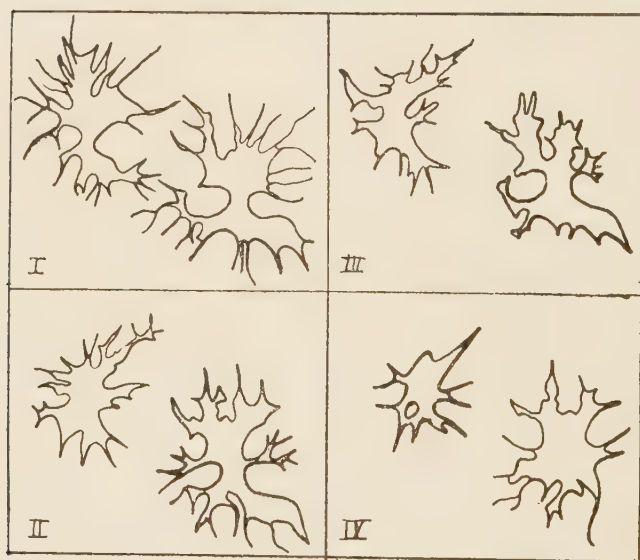


Fig. 9. — *Expérience I.* — 1^o après section du sciatique ; 2^o aussitôt après excitation ; 3^o 5 minutes après ; 4^o 1/4 d'heure après excitation.

a été fait aussitôt après cessation des excitations. Les changements sont fort peu marqués, la forme des cellules reste à peu près la même, bien que l'excitation ait été, ainsi que nous le verrons plus loin, au-dessus du seuil. Au contraire, un troisième dessin pris 3 minutes après le second, montre cette fois une rétraction évidente des prolongements. Enfin, un quatrième dessin, pris un quart d'heure après cessation des excitations,

montre que la contraction se poursuit tant que l'animal reste étendu sur la planchette fixée sur la platine du microscope.

Il y a donc bien modification de la forme des chromatophores. Mais est-on en droit d'attribuer cette modification à l'action de l'excitation électrique plutôt qu'à l'effet de l'exposition de l'animal à la lumière et au dessèchement ? Le fait que les chromatophores continuent à se contracter longtemps après que l'excitation a cessé, serait favorable à la seconde hypothèse et l'on serait en droit de penser que le changement de forme très apparent observé 5 minutes après excitation est dû entièrement ou en partie à l'action des agents extérieurs. Une autre série d'expériences va nous fixer sur ce point.

Expérience II. — Rythme 1 par seconde. 1 micro 1 volt. 3 minutes d'excitation.

Premier dessin. Chromatophores après section du sciatique.

On procède ensuite à l'excitation du bout périphérique du

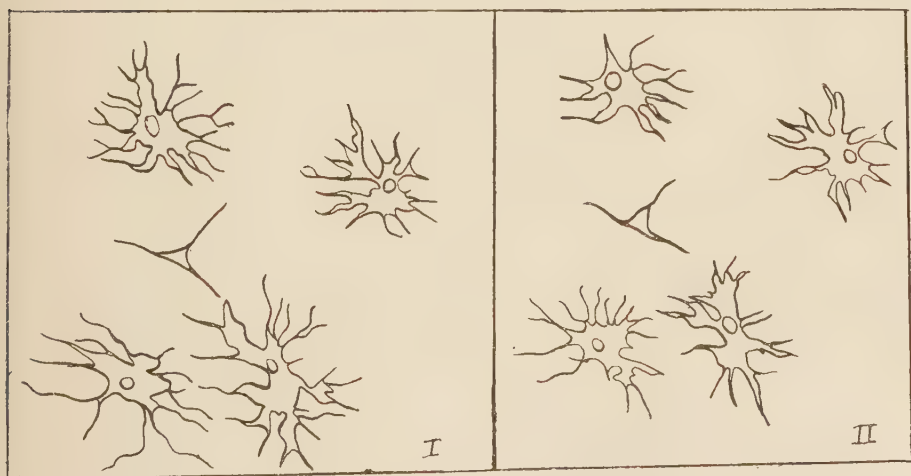


Fig. 10 a. — *Expérience II.* — 1^o après section du sciatique ; 2^o 10 minutes après excitation.

sciatique dans les conditions indiquées. L'observation aussitôt après l'excitation ne révèle aucun changement, de même cette fois 5 minutes après l'excitation. Ce n'est que 10 minutes après que l'excitation a cessé que l'on peut noter un changement de

forme appréciable des chromatophores, changement qui s'accroît peu à peu ainsi que le prouve un quatrième dessin pris 20 minutes après l'excitation.

Comment interpréter une telle expérience ? Nous avons vu que dans l'expérience I l'animal étant placé dans des conditions

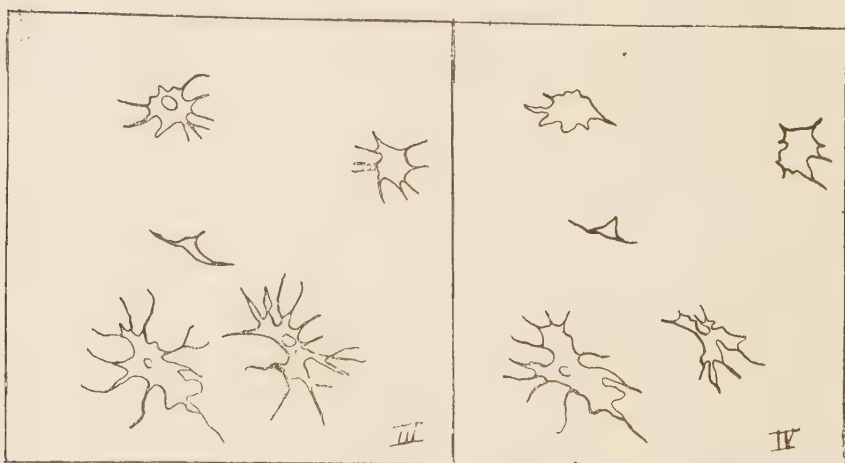


Fig. 10 b. — *Expérience II.* — 3^o 15 minutes après excitation ;
4^o 20 minutes après excitation.

aussi semblables que possibles à celle de l'expérience II, sauf que l'excitation électrique était plus forte, on avait pu observer un changement de forme très net des chromatophores 5 minutes après excitation. Ici, rien de semblable. Les modifications n'apparaissent que 10 minutes après excitation, on peut donc admettre que dans ce cas l'excitation électrique a été inefficace et que les changements observés ne sont dus qu'à l'action d'agents extérieurs. Or ces changements ne se manifestent que 15 minutes après exposition de l'animal sur la platine du microscope, par conséquent les effets observés après 5 minutes d'excitation électrique et 5 minutes d'attente, soit après 10 minutes d'exposition, ne sont imputables qu'à l'influence de l'excitation électrique. Il s'ensuit qu'en fixant à 5 minutes au maximum le laps de temps s'écoulant entre la fin de l'excitation et le début

de l'observation, on peut être certain que l'état des chromatophores à ce moment est en rapport direct avec l'efficacité des excitations.

On pourrait encore élever d'autres objections et se demander si les variations de la circulation générale, ou l'état plus ou moins prononcé de dépérissement de l'animal, n'influent pas aussi sur les variations de forme des chromatophores. Pour écarter ces objections, il faut d'abord noter l'état de la circulation dans les capillaires pendant et après l'expérience, noter l'état des chromatophores de la patte non opérée à la fin de l'expérience, et enfin montrer qu'après un repos suffisant les chromatophores contractés reviennent à l'état primitif. C'est ce que va nous montrer une nouvelle série d'expériences.

Expérience III. — Premier dessin, après section du sciatique, Chromatophores jaunes et chromatophores noirs.

Second dessin, état des chromatophores, 5 minutes après excitation du bout périphérique du sciatique avec 3 micros et 2 volts pendant 5 minutes. Les chromatophores noirs sont presque complètement arrondis.

A la fin de l'opération la circulation est normale.

Le troisième dessin représente l'état des chromatophores noirs de la patte non opérée. En comparant ce dessin avec ceux pris après section et après excitation sur la première patte, on voit de suite que les chromatophores de la patte non opérée ni excitée sont restés à l'état normal malgré l'exposition de ce membre à la lumière et à l'évaporation.

Expérience IV. — Premier dessin, après section du nerf.

Deuxième dessin, 5 minutes après excitation du sciatique avec 3 micros et 2 volts. Ce dessin pris 6 heures du soir montre bien la contraction des chromatophores dont les prolongements primitivement très ramifiés et assez fins sont maintenant beaucoup moins nombreux et plus épais, tandis que le corps de la cellule tend à prendre une forme globulaire. La circulation continue à s'effectuer normalement.

Le troisième dessin représente les mêmes chromatophores observés le lendemain à 9 heures du matin après que l'animal a

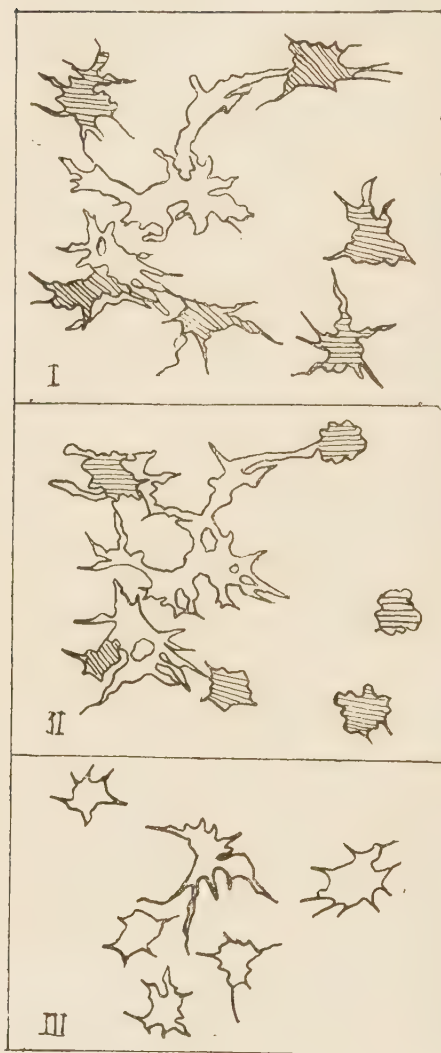


Fig. 11. — *Expérience III.* — 1^o après section du sciatique. Chromatophores noirs et chromatophores jaunes; 2^o après 5 minutes d'excitation; 3^o mélanophores de la patte non opérée après excitation de la première patte.

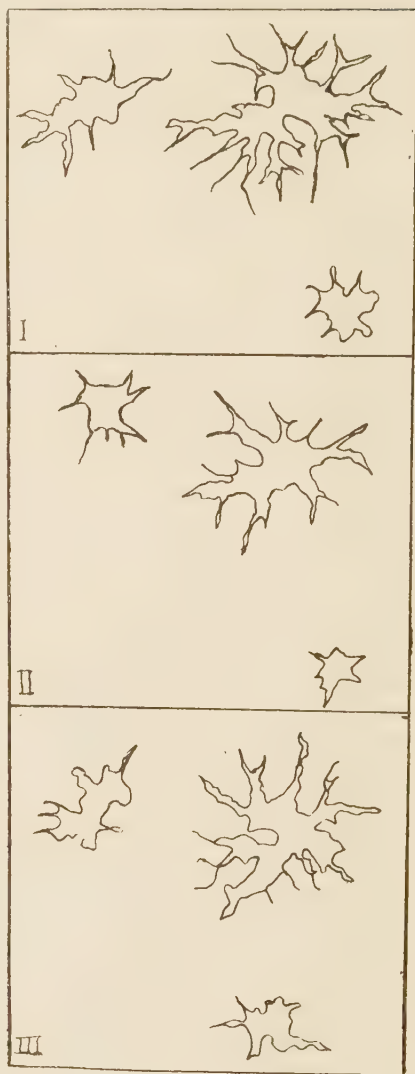


Fig. 12. — *Expérience IV.* — 1^o après section du sciatique; 2^o après excitation et 5 minutes d'attente à 6 h. du soir; 3^o après retour à l'état primitif. 9 h. du matin le lendemain.

passé tout le temps écoulé depuis la prise du second dessin, libre de toute contrainte dans un cristalliseur. On voit que les chromatophores, sans avoir repris exactement leur forme primitive, sont cependant fortement décontractés. La circulation est toujours satisfaisante.

Les deux expériences qui suivent montrent également qu'après un repos suffisant de l'animal remis en liberté, les chromatophores reviennent à l'état normal.

Expérience V. — Premier dessin après section du sciatique.

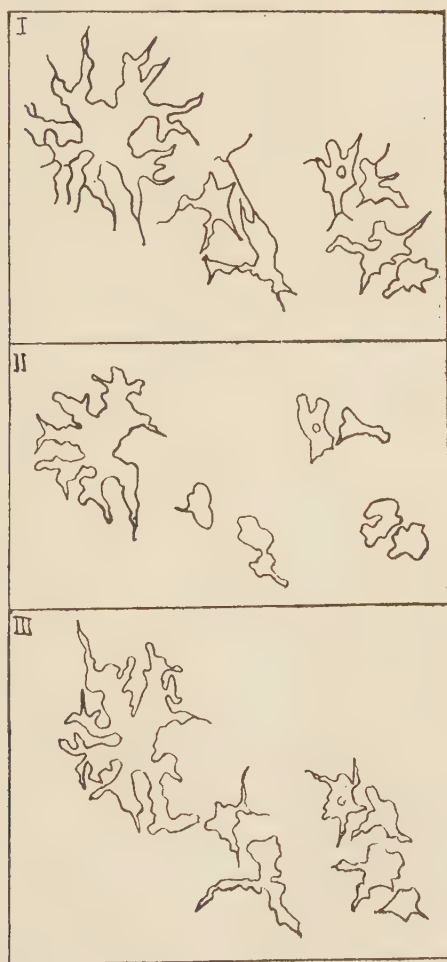


Fig. 13. — *Expérience V.* — 1^o après section du sciatique ; 2^o après excitation et 5 minutes d'attente à 11 h. 3/4 ; 3^o après repos à l'obscurité à 15 h. 1/2.

Second dessin après excitation pendant 5 minutes avec 3 micros 2 volts et 5 minutes d'attente. Pris à 11 h. 3/4. Troisième dessin, après repos en liberté et à l'obscurité, pris à 3 h. 1/2.

Expérience VI. — Premier dessin, deux chromatophores

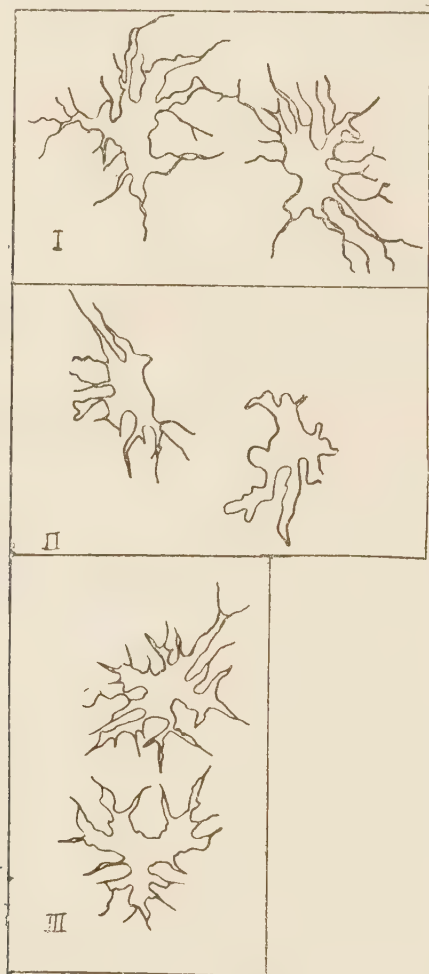


Fig. 14 — *Expérience VI.* — 1° après repos suivant l'expérience V ;
2° 5 minutes après excitation à 11 h. ; 3° après repos à 15 h.

différents de ceux de l'expérience V, mais choisis sur le même animal et dans la même patte, le jour suivant le retour à l'état

normal constaté ci-dessus. Ce dessin représente des chromatophores en plein état d'expansion avec riche ramification des prolongements.

Second dessin, après 5 minutes d'excitation avec 3 micros 2 volts et 5 minutes d'attente. Contraction très manifeste.

Troisième dessin, après repos. Dessin pris le même jour que les précédents à 3 heures de l'après-midi. Réapparition frappante des prolongements ramifiés. Circulation toujours normale.

Voici donc bien établi le fait de l'action de l'excitation électrique sur les chromatophores, et nous avons même pu observer en passant dans l'expérience III, que les cellules pigmentaires noires se contractaient beaucoup plus rapidement que les cellules pigmentaires jaunes.

III. INFLUENCE DE LA DURÉE DES EXCITATIONS. — Maintenant que nous savons que les mélanophores sont excitables électrique-ment, cherchons à déterminer la caractéristique de leur excitabilité, c'est-à-dire tâchons de déterminer la chronaxie des fibres pigmento-constrictrices comme nous avons déterminé la chronaxie des fibres vaso-constrictrices. Nous avons expliqué plus haut qu'en raison des difficultés que présente l'étude des mélanophores nous ne pourrions suivre exactement la voie ordinaire et qu'il faudrait opérer un peu par tâtonnements.

A. *Capacité maximum*. — Le premier point important à fixer est la capacité maximum au delà de laquelle l'augmentation de capacité ne détermine plus de diminution de l'intensité correspondante.

Dans les expériences citées jusqu'ici la plus forte capacité employée n'a été que de 3 microfarads pour une résistance de 5.000 w. l'intensité étant alors de 2 volts. Les effets obtenus étant très marqués on est en droit de se demander si une capacité plus forte avec un voltage plus faible ne serait pas elle aussi efficace. Prenant une capacité trois fois plus forte, soit de 9 micros, nous avons observé les effets obtenus avec des voltages très bas.

Expérience VII. — 1° Etat des chromatophores après section du sciatique; 2° Etat des chromatophores après 5 minutes

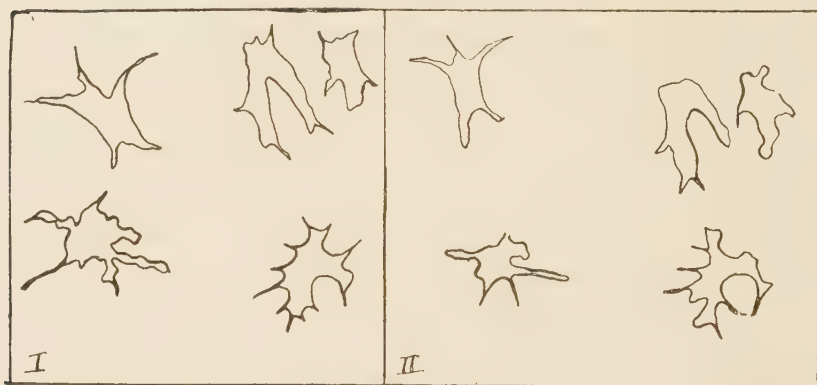


Fig. 15. — *Expérience VII.* — 1° après section du sciatique; 2° 5 minutes après excitation avec 9 micros et 0 v. 5 pendant 5 minutes.

d'excitation au rythme 1 par seconde avec une capacité de 9 micros, un voltage de 0 v. 5 et 5 minutes d'attente. La contraction semble à peine exister.

Expérience VIII. — Même animal que ci-dessus, même patte après repos. Chromatophores différents : 1° Etat des chromatophores avant excitation; 2° Dessin après 5 minutes d'excitation

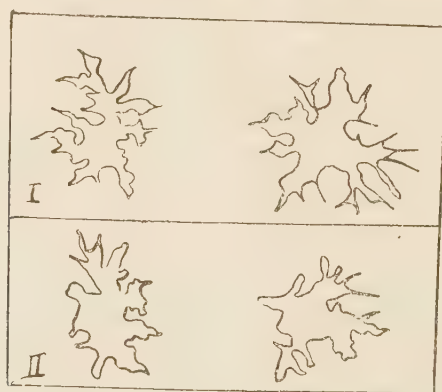


Fig. 16. — *Expérience VIII.* — 1° avant excitation; 2° 5 minutes après excitation avec 9 micros et 0 v. 8, pendant 5 minutes.

au rythme 1 avec 9 micros, 0 v. 8 et 5 minutes d'attente. Cette fois il y a contraction, légère il est vrai, mais manifeste.

Expérience IX. — 1° Dessin après section du sciatique ;
2° Dessin après 5 minutes d'excitation avec 9 micros, 0 v. 8 et



Fig. 17. — *Expérience IX.*
— 1° après section du
sciatique ; 2° 5 minutes
après excitation avec 9
micros et 0 v. 8, pendant
5 minutes.

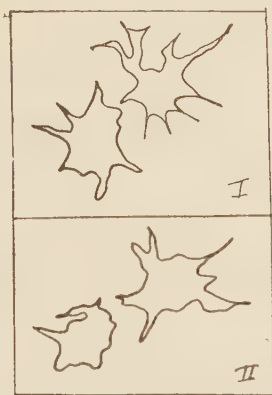


Fig. 18. — *Expérience X.*
— 1° après section ; 2°
5 minutes après excita-
tion avec 9 micros et
0 v. 8, pendant 5 minu-
tes.

5 minutes d'attente. Egalement ici contraction faible mais manifeste.

Expérience X. — Mêmes observations.

Il apparaît donc d'après ces expériences, que le voltage efficace minimum correspondant à la capacité de 9 micros soit de 0 v. 8.

Voyons maintenant si cette capacité de 9 micros peut être considérée comme la capacité maximum, ou si ce maximum est plus élevé ou si, au contraire, il est représenté par une capacité plus faible.

Expérience XI. — 1° Dessin de l'état des Chromatophores après retour à l'état normal suivant l'expérience X ; 2° Etat des chromatophores après 5 minutes d'excitation avec 8 micros et 0 v. 8 et 5 minutes d'attente.

Il y a ici aussi contraction certaine.

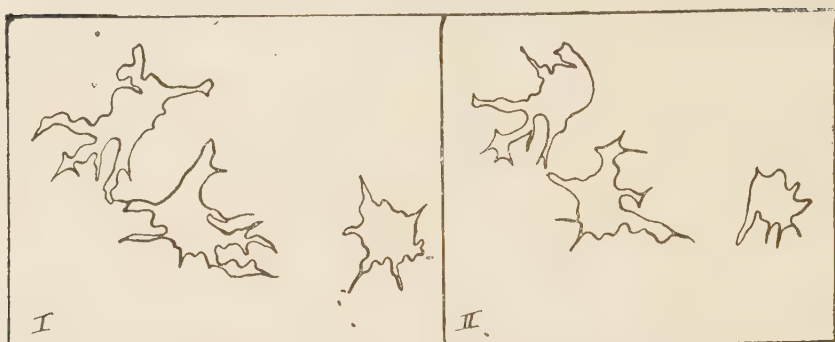


Fig. 19. — *Expérience XI.* — 1° après retour à l'état normal suivant l'expérience X ; 2° 5 minutes après excitation avec 8 micros et 0 v. 8.

Expérience XII. — 1° Dessin après section du sciatique ;
2° Mêmes conditions et constatations que ci-dessus.



Fig. 20. — *Expérience XII.* — 1° après section du sciatique ; 2° 5 minutes après excitation avec 8 micros et 0 v. 8.

Expérience XIII. — 1° Dessin après retour à l'état normal suivant l'expérience ci-dessus, mais chromatophores différents ;
2° Mêmes conditions que dans les expériences XI et XII.

On assiste ici à la séparation d'un groupe de cellules pig-

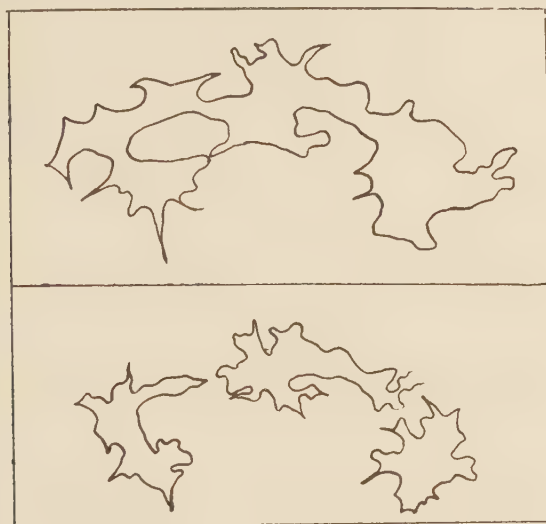


Fig. 21. — *Expérience XIII.* — 1^o après retour à l'état normal suivant l'expérience XII ; 2^o 5 minutes après excitation avec 8 micros et 0 v. 8.

mentaires que leur extrême extension avait fait paraître d'un seul bloc.

Expérience XIV. — Mêmes observations que pour l'expérience XII.

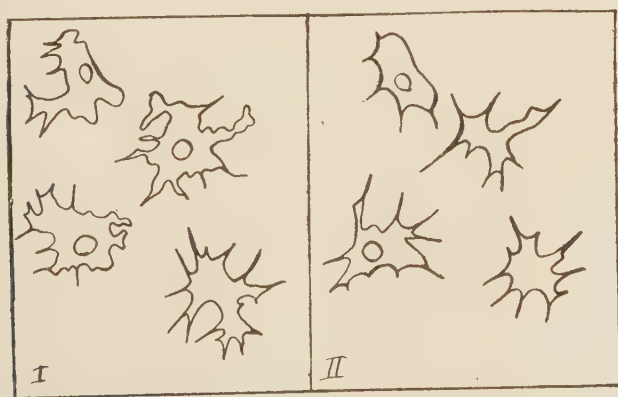


Fig. 22. — *Expérience XIV.* — 1^o après section du sciatique ; 2^o 5 minutes après excitation avec 8 micros et 0 v. 8.

Par conséquent la valeur de l'intensité liminaire ne varie pas

en passant de 9 micros à 8 micros, il s'ensuit que la capacité de 9 micros passe au nombre des capacités indifférentes. Voyons maintenant la capacité de 6 micros.

Expérience XV. — 1° Dessin après retour à l'état primitif suivant l'expérience IX; 2° Dessin après 5 minutes d'excitation avec 6 micros et 0 v. 8 et 5 minutes d'attente. Ici, le résultat

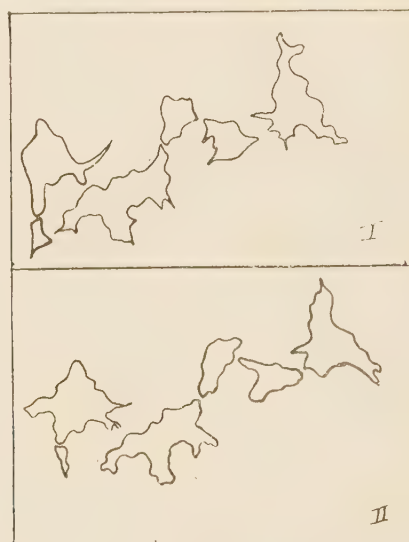


Fig. 23. — *Expérience XV.* — 1° après retour à l'état normal suivant l'expérience IX; 2° 5 minutes après excitation avec 6 micros et 0 v. 8.

obtenu est très faible, le changement observé est si peu marqué qu'on ne peut en tenir compte.

Expérience XVI. — 1° Dessin après retour à l'état normal suivant l'expérience XIII; 2° Dessin après 5 minutes d'excitation avec 6 micros et 0 v. 8 et 5 minutes d'attente. Le résultat obtenu est plus marqué que dans l'expérience précédente, l'action de l'excitation électrique est manifeste. Cependant comme il reste un doute à cause de l'inefficacité de l'excitation dans l'expérience XV, voyons si l'effet obtenu avec un voltage un peu plus élevé donne un résultat sensiblement plus accentué.



Fig. 24. — *Expérience XVI.* — 1^o après retour à l'état normal suivant l'expérience XIII; 2^o 5 minutes après excitation avec 6 micros et 0 v. 8.

Expérience XVII. — Mêmes chromatophores que dans l'expérience IX; 1^o Dessin après un repos suffisant suivant l'expérience IX; 2^o Dessin après 5 minutes d'excitation avec 6 micros et 1 v. et 5 minutes d'attente. La comparaison des effets obtenus dans cette expérience et dans l'expérience IX montre la différence d'efficacité des deux excitations. Dans l'expérience actuelle, l'excitation est trop forte puisqu'elle amène une scission d'un mélanophore, ce que l'excitation efficace, elle aussi, mais plus proche du seuil, de l'expérience IX n'avait pas produit.

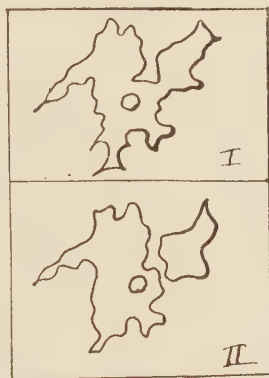


Fig. 25. — *Expérience XVII.* — 1^o Mêmes chromatophores que dans l'expérience IX. Après repos; 2^o 5 minutes après excitation avec 6 micros et 1 volt.

B. *Influence de capacités moins élevées jusqu'à un minimum arbitrairement choisi.* — La capacité de 6 microfarads représente donc la capacité à partir de laquelle l'intensité liminaire s'élève pour des capacités moins fortes. Cette augmentation de la capacité liminaire est encore très faible et nous allons voir qu'avec une capacité moitié moindre, de 3 microfarads, elle n'est que de 2 dixièmes de volt.

Expérience XVIII. — 1° Dessin après retour à l'état normal suivant une précédente expérience ; 2° Dessin après 5 minutes d'excitation avec 3 micros et 1 volt et 5 minutes d'attente. Con-

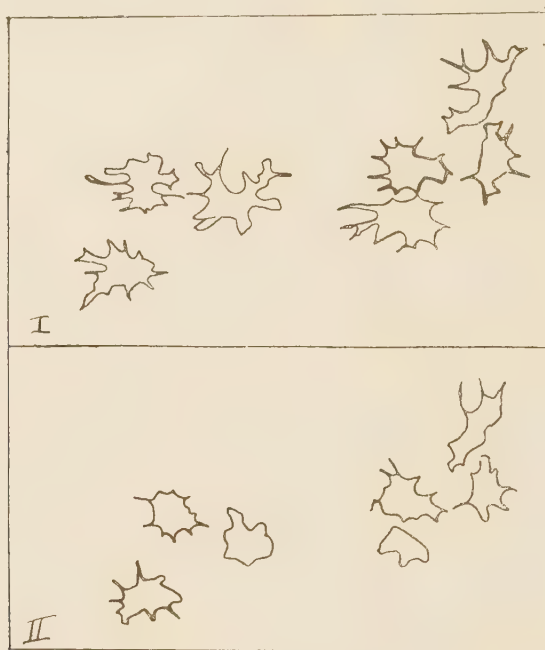


Fig. 26. — *Expérience XVIII.* — 1° après retour à l'état normal suivant une expérience précédente ; 2° 5 minutes après excitation avec 3 micros et 1 volt pendant 5 minutes.

traction légère mais très évidente des chromatophores. Ici le retour à l'état I a été constaté mais non reproduit.

Expérience XIX. — 1° Dessin après section du sciatique ; 2° Dessin après 5 minutes d'excitation avec 3 micros et 1 volt et 5 minutes d'attente. Mêmes observations que ci-dessus.

Dans ces deux expériences les effets obtenus bien que très nets sont cependant peu intenses, si l'on ajoute que des expériences faites avec 0,8 et 3 micros sont demeurées sans effet, on peut assurer que le voltage liminaire pour une capacité de 3 micros et un rythme de 1 par seconde est de 1 volt.

Passons maintenant à une capacité de 2 micros.

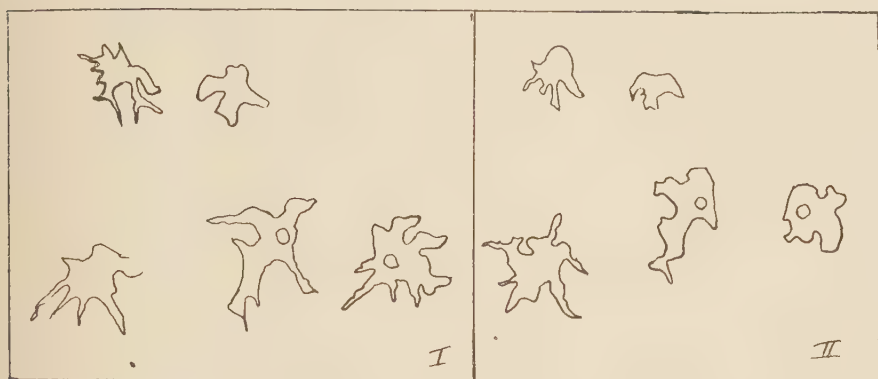


Fig. 27. — *Expérience XIX.* — 1^o après section du sciatique ;
2^o 5 minutes après excitation avec 3 micros et 1 volt pendant 5 minutes.

Expérience XX. — Premier dessin, après section du sciatique.
Deuxième dessin après 5 minutes d'excitation avec 2 micros et

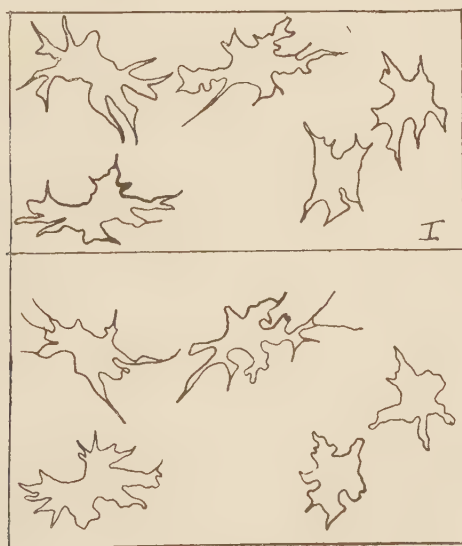


Fig. 28. — *Expérience XX.* — 1^o après section du sciatique ;
2^o 5 minutes excitation avec 2 micros et 1 volt pendant 5 minutes.

1 volt et 5 minutes d'attente. Les mélanophores ne montrent aucune tendance à la contraction.

Expérience XXI. — Mêmes conditions, mêmes remarques.

Il résulte de ces deux expériences que le voltage liminaire pour une capacité de 2 micros est supérieur à 1 volt.

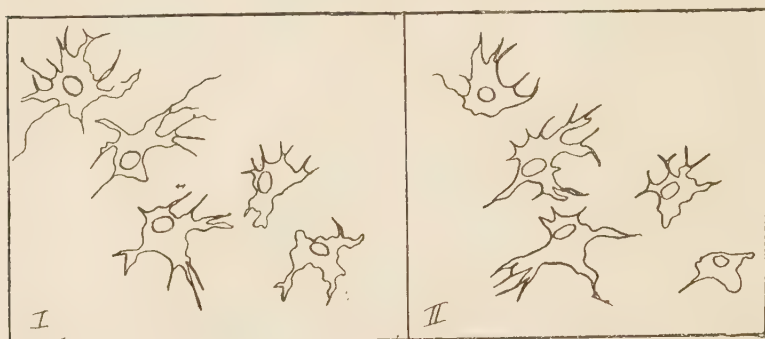


Fig. 29. — *Expérience XXI.* — 1^o après section du sciatique ; 2^o 5 minutes après excitation avec 2 micros et 1 volt pendant 5 minutes.

Expérience XXII. — 1^o Après section du sciatique ; 2^o Après

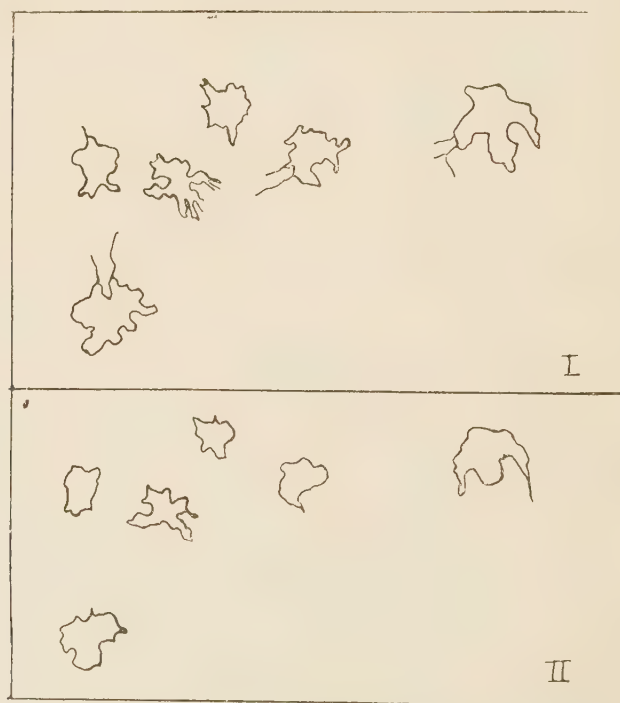


Fig. 30. — *Expérience XXII.* — 1^o après section du sciatique ; 2^o 5 minutes après excitation avec 2 micros et 1 v. 5 pendant 5 minutes.

5 minutes d'excitation avec 2 micros et 1^v,5 et 5 minutes d'attente. Cette fois, loin d'être inefficace, l'excitation apparaît plutôt comme trop forte, car les chromatophores sont presque entièrement contractés.

Expérience XXIII. — Mêmes conditions. L'arrondissement des mélanophores est encore plus marqué. Par conséquent, si avec 2 micros, 1 volt représente un voltage sous-liminaire, 1^v,5

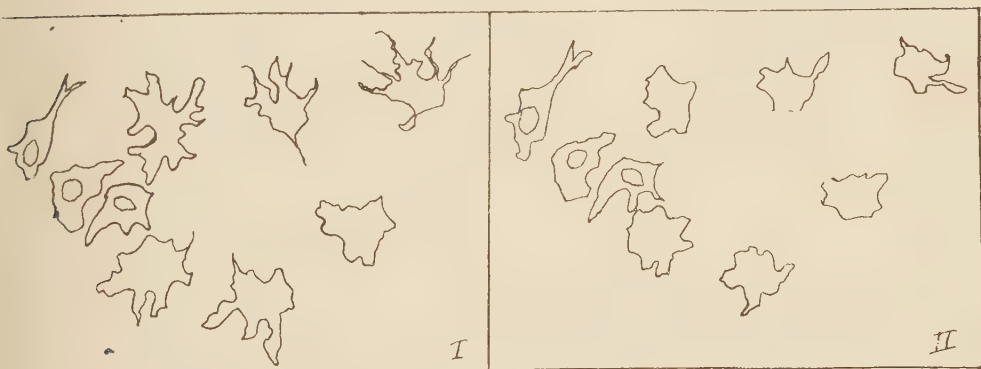


Fig. 31. — *Expérience XXIII.* — 1^o après section du sciatique et excitation ;
2^o 5 minutes après excitation avec 2 micros et 1 v. 5 pendant 5 minutes

est par contre trop élevé. Le voltage liminaire correspondant à une capacité de 3 microfarads est donc compris entre 1 volt et 1^v,5. Passons maintenant à 1 microfarad.

Expériences XXIV et XXV. — 1^o Premiers dessins après sec-

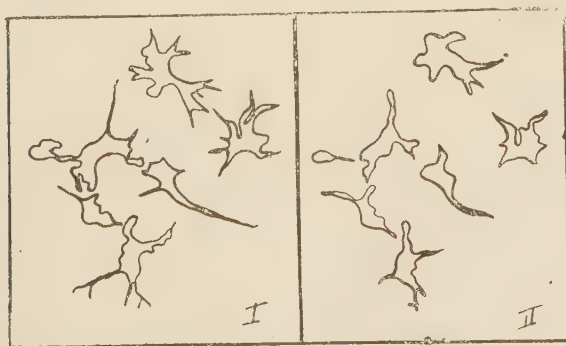


Fig. 32. — *Expérience XXIV.* — 1^o après section du sciatique ; 5 minutes après excitation avec 1 micro et 1 v. 5 pendant 5 minutes (Patte 1).

tion du sciatique ; 2° Seconds dessins après 5 minutes d'excitation avec 1 micro et 1 v, 5 et 5 minutes d'attente. L'expérience XXV a été faite sur la seconde patte, le premier dessin représente l'état des chromatophores après la fin de l'expérience sur la première

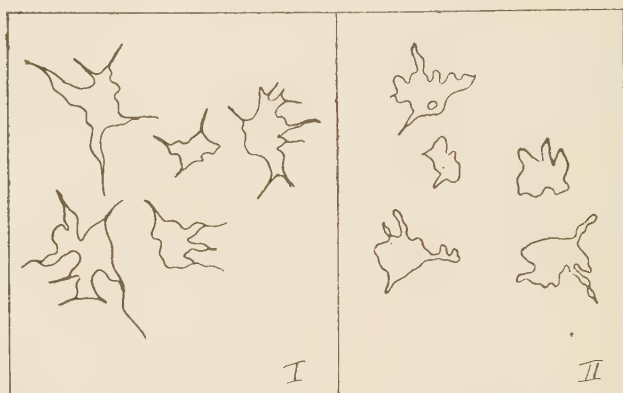


Fig. 33. — *Expérience XXV.* — 1° après section du sciatique et excitation de la 1^{re} patte ; 2° 5 minutes après excitation avec 1 micro et 1 v. 5 pendant 5 minutes (Patte II).

patte. Dans ces deux expériences on voit que les mélanophores ont subi une contraction légère. Il va sans dire que 1 volt était inefficace puisqu'il l'était déjà avec 2 micros. Quant à 2 volts l'expérience suivante va nous montrer que ce voltage est trop élevé.

Expérience XXVI. — 1° Dessin après retour à l'état normal

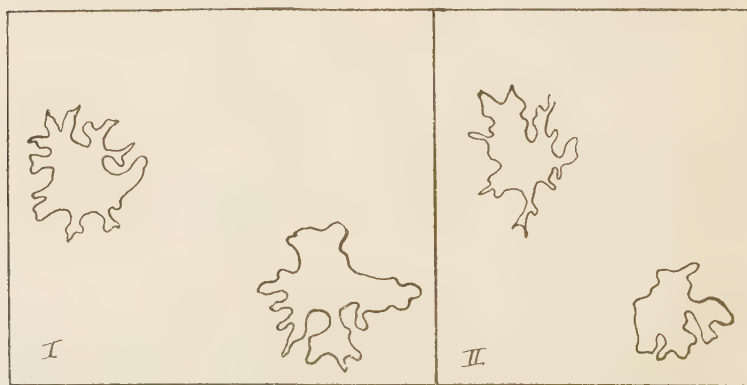


Fig. 34. — *Expérience XXVI.* — 1° après retour à l'état normal suivant l'expérience XIX ; 2° 5 minutes après excitation avec 1 micro et 2 volts pendant 5 minutes.

suivant l'expérience XIX. 2° Dessin après 5 minutes d'excitation avec un micro et 2 volts et 5 minutes d'attente. On peut constater aisément que l'arrondissement des mélanophores est ici plus accentué qu'avec 1^v,5 sans être cependant exagéré. Nous dirons donc que le voltage liminaire pour un microfarad est compris entre 1^v,5 et 2 volts, et peut être plus proche de 2 volts.

Passons à 0,5 microfarad.

Expérience XXVII. — 1° Dessin après repos suivant l'expérience VIII. 2° Dessin après 5 minutes d'excitation avec 0,5 micro et 1 v,6 et 5 minutes d'attente. Le résultat est nettement négatif. On n'observe aucune contraction évidente des mélanophores.

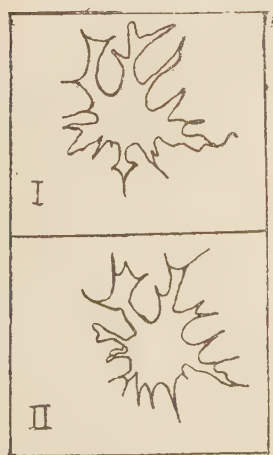


Fig. 35. — *Expérience XXVII.* — 1° après retour à l'état normal suivant l'expérience VIII; 2° 5 minutes après excitation avec 0,5 micro et 1 v. 6 pendant 5 minutes.

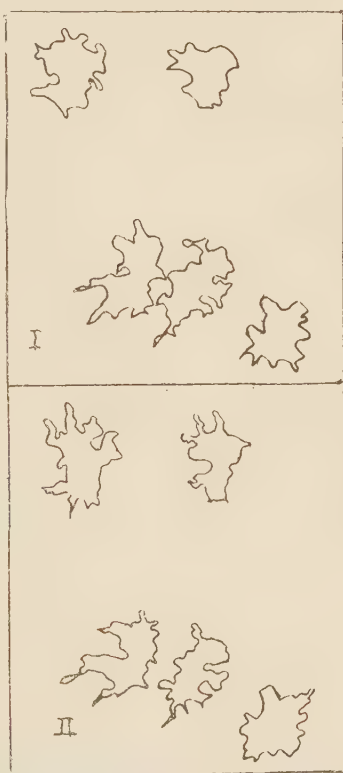


Fig. 36. — *Expérience XXVIII.* — 1° après retour à l'état normal suivant l'expérience XVI; 2° 5 minutes après excitation avec 0,5 minutes et 1 v. 6 pendant 5 minutes.

Expérience XXVIII. — 1° Dessin après repos suivant l'expé-

rience XVI. 2° Dessin après 5 minutes d'excitation avec 0,5 micro et 1^v,6 et 5 minutes d'attente. Résultat nul comme précédemment. Etant donné que le voltage 1,5 n'avait donné qu'un résultat à peine accusé avec 1 micro, l'inefficacité de 1^v,6 avec 0,5 microfarad pouvait être prévue.

Expérience XXIX. — 1° Dessin après section du sciatique. 2° Dessin après 5 minutes d'excitation 0,5 micro et 2 volts et 5 minutes d'attente. Cette fois il y a contraction évidente des

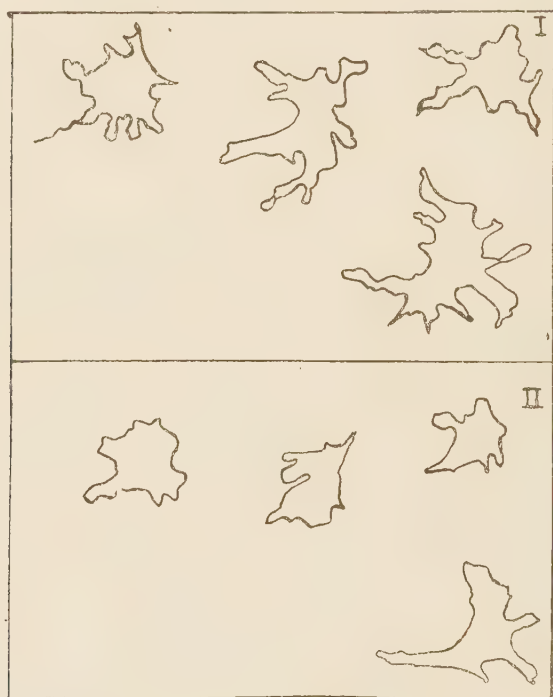


Fig. 37. — *Expérience XXIX.* — 1° après section du sciatique ; 2° 5 minutes après excitation avec 0,5 micro et 2 volts pendant 5 minutes.

mélanophores, les prolongements se sont contractés, mais le corps principal de la cellule conserve encore sa silhouette générale. L'action est peu accentuée.

Expérience XXX. — Mêmes observations que ci-dessus. Le

premier dessin a été pris après repos suivant l'expérience ci-dessus.

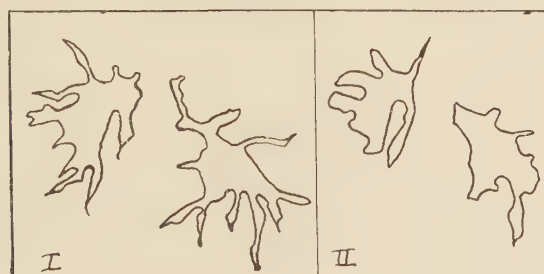


Fig. 38. — *Expérience XXX.* — 1° après repos suivant l'expérience XXIX ; 2° 5 minutes après excitation avec 0,5 micros et 2 volts pendant 5 minutes.

Expérience XXXI. — Premier dessin, après section du sciatique. 2° Mêmes observations que pour l'expérience XXIX. 3° Chro-

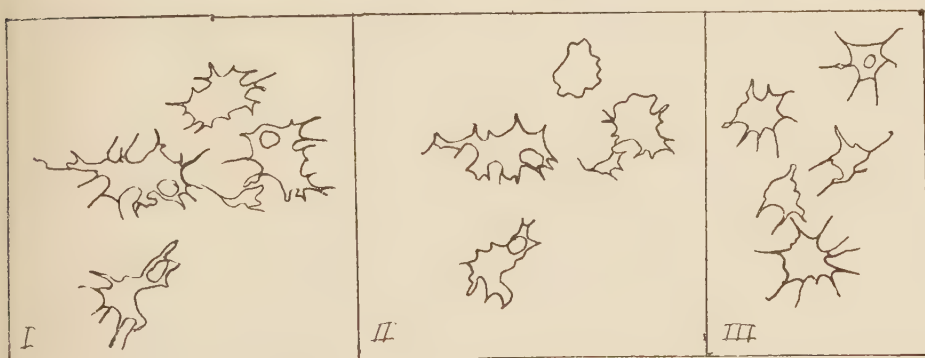


Fig. 39. — *Expérience XXXI.* — 1° après section du sciatique ; 2° 5 minutes après excitation avec 0,5 micros et 2 volts pendant 5 minutes ; 3° état des chromatophores de la patte 2 normale après excitation de la patte 1.

matophores de la 2^e patte après cessation des excitations et des prises de dessins pour la première patte.

Expérience XXXII. — Mêmes observations que ci-dessus.

Expérience XXXIII. — Cette expérience est faite dans les mêmes conditions que les expériences ci-dessus, sauf qu'au lieu d'attendre seulement 5 minutes après l'excitation pour faire le dessin, on a attendu un quart d'heure. Il s'ensuit que la con-

traction des mélanophores est beaucoup plus accentuée, car aux effets de l'excitation électrique sont venus s'ajouter les effets dus à l'action des facteurs extérieurs : lumière, tempéra-

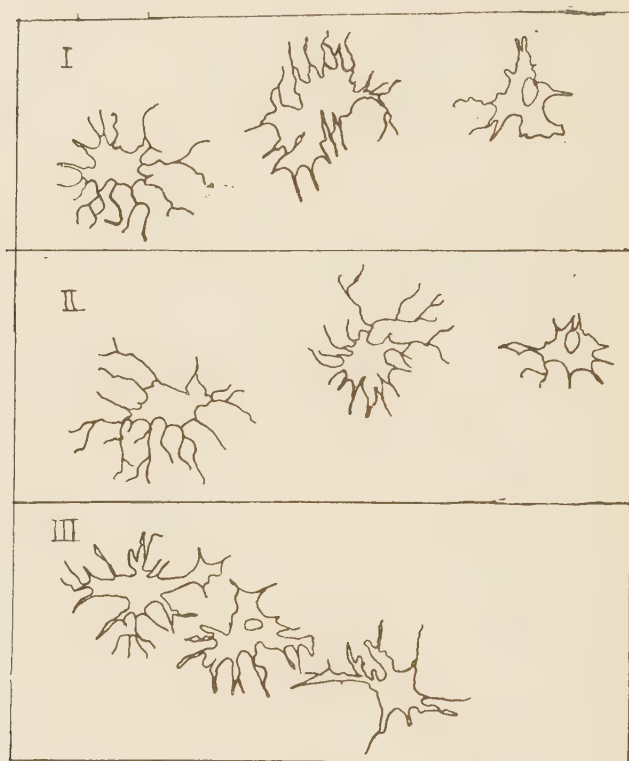


Fig. 40. — *Expérience XXVII.* — 1° après section du sciatique ; 2° 5 minutes après excitation avec 0,5 micro et 2 volts pendant 5 minutes ; 3° Etat des chromatophores de la patte 2 normale après excitation de la patte 1.

ture, évaporation. Cependant, bien que plus accentué, ces résultats ne sont pas excessifs, ce qui conduit à penser que l'excitation électrique n'a eu qu'une part restreinte dans cette contraction, c'est-à-dire que son intensité était très voisine de l'intensité liminaire. On peut donc considérer que pour la capacité 0,5 le seuil est atteint avec 3 volts.

Enfin, pour terminer la série, voici deux expériences faites avec 0,1 microfarad et 2 volts.



Fig. 41. — *Expérience XXXIII.* — 1° après section du sciatique ; 2° 3/4 d'heure après excitation avec 0,5 micro et 2 volts pendant 5 minutes.

Expériences XXXIV et XXXV. — Dans l'une comme dans l'autre, les résultats acquis 5 minutes après cessation des exci-



Fig. 42. — *Expérience XXXIV.* — 1° après section du sciatique ; 2° 5 minutes après excitation avec 0,1 micro et 3 volts pendant 5 minutes.

tations sont très faibles, mais cependant assez marqués pour que l'on puisse dire qu'avec 3 volts on se trouve au proche voisinage du seuil. La deuxième expérience montre l'état des

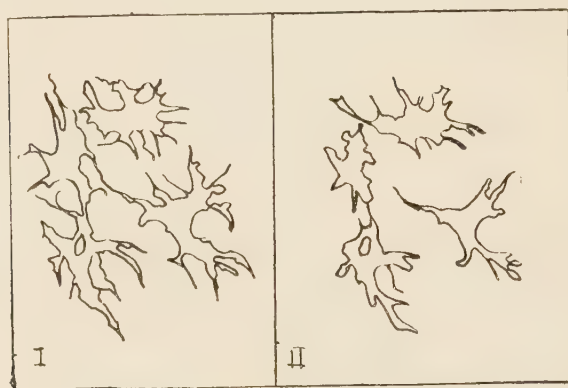


Fig. 43 (a). — *Expérience XXXV.* — 1° après section du sciatique ; 2° 5 minutes après excitation avec 0,5 micro et 3 volts pendant 5 minutes.

chromatophores de la deuxième patte : 1° avant l'excitation de la première patte ; 2° après cessation des excitations et des

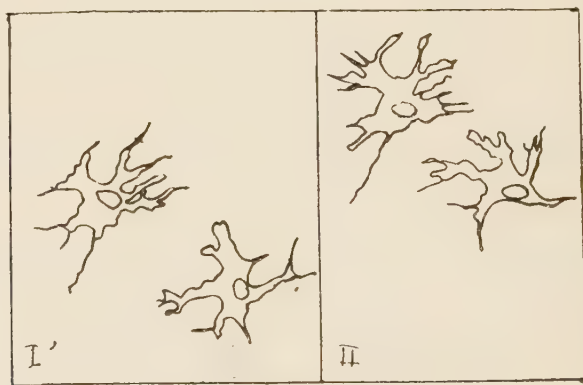


Fig. 43 (b). — *Expérience XXV.* — 1° patte II normale avant excitation de la patte I opérée ; 2° Patte II après excitation de la Patte I.

observations sur la première patte. On voit nettement que les chromatophores n'ont pas ici changé de forme et sont restés bien étendus.

C. *Ensemble des résultats obtenus. Courbe des voltages en fonction des capacités.* — Nous sommes maintenant en possession d'une échelle de voltages correspondant à des capacités déterminées tout comme si nous avions suivi la voie ordinaire ; aussi pouvons-nous essayer de construire une courbe de la variation des voltages en fonction de la capacité et de déterminer ainsi la chronaxie des fibres pigmento-constrictrices. Résumons les résultats acquis en un tableau unique.

Capacités en micros	V en volts	
9	0,8	[Exp. VII, VIII, IX X].
8	0,8	[Exp. XI, XII, XIII XIV].
9	0,8-1	[Exp. XVI XVII].
3	1	[Exp. XVIII XIX].
2	1,0-1,5	[Exp. XX, XXI, XXII, XXIII].
1	1,5-2	[Exp. XXIV, XXV, XXVI].
0,5	2	[Exp. XXVII, XXVIII, XXIX, XXX, XXXI, XXXII, XXXIII].
0,1	3	[Exp. XXXIV, XXXV].

Avec ces chiffres nous pouvons dresser une courbe qui nous donnera la forme de la variation du voltage en fonction de la capacité (fig. 44).

Cette courbe, bien qu'irrégulière et approximative, affecte encore la forme d'une hyperbole équilatère, elle est tout à fait analogue à celle que nous avons pu construire avec des facteurs semblables pour les nerfs vaso-moteurs, par conséquent pour les chromatophores comme pour les vaso-constricteurs, l'intensité varie en fonction de la capacité suivant une loi qui est aussi celle que suivent les nerfs moteurs ordinaires.

D. *Détermination de la chronaxie. Remarques au sujet de sa valeur comparée à celle de la chronaxie des nerfs vaso-constricteurs.* — Quant à la valeur de la chronaxie, nous pouvons la déterminer approximativement en cherchant à quelle capacité correspond, d'après la courbe, le double du voltage liminaire

ou voltage rhéobasique. Le double de 0 v. 8 étant 1 v. 6, la capacité correspondante est environ 1 micro ou 1,1.

En nous servant de la formule déjà connue :

$$\tau = R.C \times 0,37$$

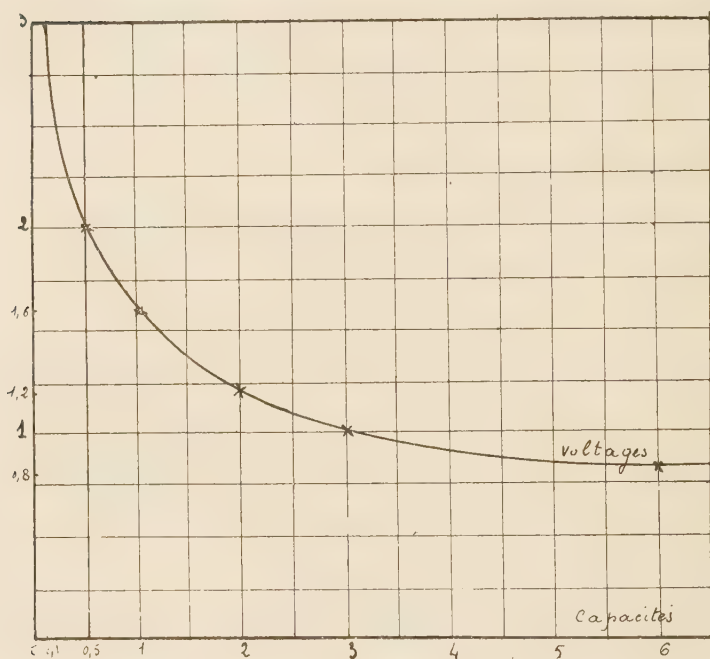


Fig. 44.

sachant qu'ici $R = 5.600$ w. environ, il vient comme valeur de la chronaxie en prenant la capacité de 1 microfarad,

$$\tau = 5.600 \times 1.10^{-6} \times 0,37$$

$$\tau = 0,002,$$

et en prenant la capacité 1,1 :

$$\tau = 5.600 \times 1,1.10^{-6} \times 0,37$$

$$\tau = 0 \text{ s. } 0023$$

la chronaxie est donc comprise entre 0 s. 0020 et 0 s. 0023, soit à peu près 0 s. 0021.

Telle est, avec la meilleure approximation que j'ai pu réaliser,

étant données les difficultés des expériences, la valeur de la chronaxie des fibres pigmento-motrices de la Grenouille.

Cette valeur est faible, eu égard à la grande lenteur de contraction de l'appareil mis en jeu. Comme pour le système vaso-moteur, elle caractérise la fibre nerveuse, tandis que le grand pouvoir de sommation caractérise les chromatophores. L'hétérochronisme est donc, ici aussi, manifeste et nous retrouvons les caractères principaux des nerfs itératifs : inexcitabilité par une excitation unique, hétérochronisme du nerf et du muscle grand pouvoir de sommation.

Mais il y a une remarque plus importante à faire sur la chronaxie que celle relative à sa faible valeur : Si nous la comparons à celle des nerfs vaso-moteurs, nous voyons qu'elle présente une valeur sensiblement égale, telle en tous cas que nous ne pouvons différencier ces deux chronaxies.

Que faut-il en conclure ?

Nous avons vu, au cours de l'étude des conditions vitales des chromatophores, que les variations de la circulation générale, ou des circulations locales interviennent dans la modification de leur forme. Plusieurs auteurs LISTER (19), (HERING et HOYER (28), BIEDERMANN (38) en avaient même conclu à l'entière et unique dépendance des chromatophores vis-à-vis du système circulatoire.

Faut-il aussi conclure du fait que les chronaxies sont sensiblement égales, que les auteurs précités ont raison ?

Il est bien certain qu'en excitant le sciatique ou les nerfs lombaires, on excite indistinctement toutes les fibres qui les composent, et en particulier les fibres vaso-motrices. Mais dans ces conditions et si les changements de forme des chromatophores sont uniquement conditionnés par les variations de la circulation, on ne devrait constater une constriction des chromatophores que dans le cas où l'on aurait observé antérieurement une vaso-constriction. Or, jamais, bien que j'y ai fait spécialement attention, je n'ai constaté de phénomènes vaso-moteurs au cours de mes expériences. Tout au contraire, la circulation était toujours parfaitement continue et normale, et j'ai

même exposé plus haut que cette régularité de la circulation était une de mes principales préoccupations.

Cette absence de phénomènes dans la tunique musculaire des vaisseaux avec mouvement des chromatophores s'explique fort bien si l'on fait l'hypothèse suivante : il existe d'une part des fibres pigmento-motrices, de l'autre des fibres vaso-motrices, ces fibres étant semblables entre elles, mais se rendant chacune pour son compte à des objets terminaux distincts dont les propriétés de sommation sont nettement différentes.

Il suffit, pour justifier cette hypothèse, d'examiner une loi de rythmes pour les nerfs moteurs et de la comparer aux conditions d'excitation des nerfs pigmento-moteurs.

Prenons par exemple dans l'étude des rythmes pour les nerfs vaso-moteurs l'expérience du 30 avril (p. 40). Avec une capacité de 2 microfarads au rythme de 1 excitation par seconde, il faut 4 volts pour atteindre le seuil de l'excitation.

Avec la même capacité et le même rythme, il faut seulement de 1 v. à 1 v. 5 pour atteindre le seuil de l'excitation pour les chromatophores.

Il est vrai que dans le cas des vaso-moteurs, 60 excitations suffisent, tandis que pour les chromatophores il en faut compter 300. Mais nous savons que pour les vaso-moteurs le maximum d'effet est atteint avec 60 excitations, un plus grand nombre n'entraînerait donc pas un abaissement de voltage.

Il apparaît donc, malgré que je ne les ai pas étudiées, que les lois de nombres et de rythmes relatives au système pigmento-moteur sont tout à fait différentes des lois observées pour le système vaso-moteur. Cet ensemble de faits nous prouve par conséquent que l'appareil pigmento-moteur est susceptible de fonctionner en dehors de toute influence vaso-motrice. Sans doute, les variations de la circulation ont une grande importance et il est très certain que la constriction des mélanophores observés dans mes premières expériences, où l'objet était l'étude des nerfs vaso-constricteurs, peut être en grande partie rapportée aux variations circulatoires déterminées par l'excitation électrique : mais les expériences que nous venons d'exposer

ayant été faites dans des conditions reconnues impropres à provoquer ces variations circulatoires, il faut en conclure que les faits observés sont uniquement imputables à un système autonome pigmento-moteur, et que les résultats obtenus caractérisent ce système.

IV. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS. — Un certain nombre de faits ressortent de l'étude des chromatophores de la Grenouille que nous venons d'exposer :

1° On peut par excitation des nerfs obtenir des contractions des mélanophores sans phénomènes vasculaires.

2° La chronaxie mesurée dans ces conditions est, à l'approximation des expériences, la même que la chronaxie des fibres vaso-motrices.

3° Les lois de sommation (rythme et nombre) sont si nettement différentes que l'on peut affirmer cette différence sans les avoir mesurées avec précision.

4° Il existe des *filets pigmento-moteurs*, tout au moins des terminaisons pigmento-motrices, distincts des *filets vaso-moteurs* ou terminaisons vaso-motrices, ces deux groupes étant d'ailleurs composés de fibres semblables.

TROISIÈME PARTIE

Les chromatophores des céphalopodes

I

HISTORIQUE

1. DESCRIPTION. — On a vu au début de l'étude des chromatophores de la Grenouille que les Batraciens ne sont pas les seuls animaux possédant un système pigmento-moteur, grâce auquel leur corps revêt des couleurs variées. On sait en effet que les Poissons, divers Reptiles et les Céphalopodes présentent à des degrés plus ou moins marqués la faculté de changer de couleur.

Sur les conseils de M. LAPICQUE, j'ai profité d'un séjour au Laboratoire de Roscoff pour refaire sur les Céphalopodes des recherches analogues à celles entreprises sur les Grenouilles. Le choix s'est porté sur les Céphalopodes parce que leurs changements de couleur présentent à première vue des différences notables avec ceux des Batraciens. Il était donc intéressant de rechercher si ces différences extérieures révélaient des différences parallèles entre les excitabilités des deux systèmes.

Depuis longtemps d'ailleurs l'étude du système pigmento-moteur des Céphalopodes a fait l'objet des recherches de nombreux auteurs. Sans entreprendre un exposé historique aussi étendu que celui que nous avons fait pour la Grenouille, je résumerai cependant les conclusions générales auxquelles les recherches des auteurs ont abouti. Et même pour borner

d'avantage cet exposé j'envisagerai principalement les travaux relatifs au Poulpe commun qui a fait l'objet de mes propres expériences.

La peau des Céphalopodes comprend un épithélium cylindrique externe, et une épaisse couche de tissu conjonctif sous-jacent. Dans cette peau, un peu au-dessous de l'épithélium et au-dessus d'une couche de lames de tissu conjonctif d'un blanc d'argent réfléchissant la lumière, se trouvent de grandes cellules chargées de matière colorante et dites « Chromatophores » [LANG (68)].

Ces cellules occupent en général les parties dorsales du manteau, de la tête et des bras, elle manquent aux régions ventrales de ces mêmes parties.

Il existe plusieurs couches de chromatophores superposées ; les plus foncés sont situés au-dessus des clairs qui donnent leur couleur au fond et sont plus ou moins découverts suivant le degré d'expansion des cellules foncées [H. MULLER (21)]. Les Chromatophores d'*Octopus vulgaris* sont petits et profonds, il en existe deux espèces au moins, les uns brun rouge, paraissent noirs à l'état de contraction, les autres jaunes et qui le demeurent, quoi qu'un peu plus foncés, dans les mêmes circonstances.

Les chromatophores sont de véritables cellules ; on y distingue en effet une membrane, un contenu cellulaire et un boyau. Chez *Octopus* le noyau est facilement découvert au milieu des corpuscules pigmentaires lesquels sont en suspension dans un liquide hyalin qui remplit la cellule. La forme des chromatophores est très compliquée et surtout, c'est là son caractère primordial, elle est essentiellement variable. Les cellules pigmentaires sont en effet soumises à deux mouvements principaux : la rétraction et l'extension.

Pendant la rétraction les cellules ont une forme ovale ou arrondie, souvent ponctiforme. Dans l'épanouissement complet des prolongements apparaissent et s'étalent, les cellules sont ramifiées, KLEMENSIEWICZ (42) fait cependant remarquer que la forme revêtue par un chromatophore déterminé pendant l'expansion totale demeure toujours la même.

A côté de ces mouvements d'extension et de rétraction, se placent des mouvements qui modifient moins profondément la teinte générale du corps de l'animal, ce sont des sortes de secousses incessantes de la peau qui ont lieu pendant le repos et grâce auxquelles les chromatophores ont l'air de se contracter et de se dilater très légèrement sans cesse. PAUL BERT (34) donne à ces mouvements le nom de *trémulations*. Enfin après la mort se présentent des ondes successives de rétraction et de dilatation qui peuvent durer fort longtemps.

A tous ces mouvements les chromatophores foncés prennent seuls une part active donnant une teinte sombre à l'ensemble du corps lors de leur dilatation le laissant livide ou jaunâtre lors de leur contraction.

II. RECHERCHES DES AUTEURS. — La morphologie et la physiologie de ces variations de la forme des chromatophores ont donné lieu à d'abondantes discussions. A l'heure actuelle on semble s'entendre pour accorder à chaque cellule pigmentaire l'importance d'un petit organe contractile comprenant tout un jeu compliqué de muscles et de nerfs.

La plupart des auteurs décrivent en effet la paroi des cellules comme élastique sa tendance à la contraction étant balancée par l'action de fibres musculaires radiaires antagonistes, rayonnant autour de ladite paroi. Quand ces fibres se contractent la membrane est étirée en diverses directions, toujours les mêmes, ce qui explique la forme constante des cellules épanouies. La cavité est dilatée, le chromatophore augmente sa surface, s'aplatit, prend un aspect plus ramifié, le pigment se diffuse largement, la coloration du chromatophore en lui-même devenant plus claire, la peau devient néanmoins plus foncée car en s'étalant les chromatophores bruns recouvrent la couche inférieure des chromatophores clairs.

Quand les fibres se relâchent, la membrane élastique qui constitue la paroi revient sur elle-même, le chromatophore se contracte, son pigment devient plus dense et lui-même plus

foncé ; mais par suite d'un phénomène inverse du précédent, la peau devient plus claire.

Certains auteurs [LEYDIG, (16), LANG (68)] n'acceptent pas cette explication de la contraction des chromatophores parce qu'elle ne s'applique pas à tous les systèmes pigmentaires, en particulier à celui des Reptiles. « Nous savons en effet », dit LEYDIG, « que les muscles manquent dans la peau de la Grenouille tandis qu'ils revêtent les cellules colorantes des Céphalopodes. Ces figures à pigment foncé représentent chez les Grenouilles, morphologiquement, des corpuscules du tissu conjonctif. Pour concilier les deux choses on est obligé d'admettre que c'est le contenu de la cellule qui se contracte ». LANG déclare de son côté que les fibres radiaires que l'on croyait musculaires sont en réalité de nature conjonctive et par suite sans influence sur le mouvement que l'on doit alors considérer comme étant de nature amiboïde.

En réalité la comparaison entre les chromatophores des Reptiles et ceux des Céphalopodes montre qu'il s'agit là de deux espèces d'organes tout à fait différents de nature et de fonctionnement. Nous avons vu que les chromatophores des Grenouilles sont des cellules à mouvement lent, amiboïde, et dont les changements de forme s'effectuent par action réflexe ; nous verrons que les chromatophores des Céphalopodes sont animés de mouvements excessivement rapides qui peuvent être produits par action directe de la volonté aussi bien que par action réflexe.

PHISALIX (34-35), dès 1891-92, avait mis en lumière la structure et le fonctionnement des chromatophores des Céphalopodes et c'est à ces travaux très complets qu'il faut en définitive revenir aujourd'hui. Nous ne saurions donc mieux faire que d'exposer les résultats auxquels il est parvenu.

Les mouvements des chromatophores des Céphalopodes présentent deux phases : 1° extension ; 2° rétraction.

Ces phases se succèdent très rapidement sur l'animal normal, mais sur un animal affaibli la durée qui les sépare est tellement accentuée que l'on a pu obtenir des tracés de l'extension et de

la rétraction. En comparant ces tracés avec ceux de la contraction des muscles du manteau, on constate une ressemblance frappante. Ces caractères peuvent être assimilés à ceux des muscles à contractions rapides, aussi faut-il éliminer l'action des muscles à contractions lentes de la peau dont les mouvements ne sont ni synchrones ni homologues de ceux des chromatophores. La cause du mouvement actif doit donc être attribuée aux fibres radiaires.

PHISALIX montre en effet que si avec une aiguille on détruit la partie centrale d'un chromatophore, les mouvements n'en continuent pas moins à se produire tandis que si la destruction intéresse la périphérie de la cellule détruisant ainsi les fibres radiaires, les mouvements n'ont plus lieu. Le mouvement de rétraction est dû aux parois mêmes de la cellule : il suffit de presser sur le centre du chromatophore pour l'étaler, avec la pression cesse l'étalement.

Les chromatophores des Céphalopodes sont donc bien, comme nous l'avons déjà dit, des cellules pigmentées, élastiques dont les mouvements d'expansion sont déterminés par la contraction de muscles disposés en rayons à son équateur, et qui reviennent à l'état sphérique quand les muscles cessent de se contracter.

La question de l'innervation des chromatophores n'a pas donné lieu à moins de recherches et de discussions que celle de la nature de leurs mouvements. Elle a été particulièrement bien étudiée par PHISALIX et HOFMANN (77). L'excitation d'un nerf de la peau amène la dilatation des chromatophores, sa section détermine leur resserrement. La dilatation, qui a pour conséquence l'assombrissement du corps est donc la phase active, tandis que la rétraction, qui en cause la pâleur, est la phase passive ou paralytique. C'est le contraire de ce qui a lieu pour les chromatophores de la Grenouille.

HOFMANN (77) a essayé de déterminer avec précision le trajet des nerfs de la peau aux chromatophores et de découvrir leurs terminaisons. Il a vu que les filets nerveux de la peau courent le long des faisceaux musculaires entre lesquels ils forment des plexus. De ces plexus se détachent des filets secondaires qui

vont innerver les muscles radiaires des chromatophores. Chacun de ces muscles est longé par un rameau nerveux, mais ces rameaux ne paraissent pas pénétrer dans la cellule pigmentaire : arrivés dans son voisinage ils se soudent et s'entremêlent pour former un réseau circulaire. HOFMANN (77) suppose que de ces rameaux partent des ramuscules qui se terminent dans les muscles radiaires, mais il ne les a pas vus.

Quoi qu'il en soit les réseaux circulaires qui entourent les chromatophores ne sont point tous reliés entre eux car si l'on sectionne un des filets cutanés, les chromatophores ne sont paralysés que sur certains points formant des îlots clairs. Cependant, en excitant successivement plusieurs filets nerveux on constate que les domaines d'innervation se recouvrent en partie en sorte que les chromatophores sont probablement innervés par deux filets voisins (HOFMANN).

L'excitation et la section du nerf palléal donnent les mêmes résultats que l'excitation et la section d'un filet nerveux cutané quelconque. Les mouvements des chromatophores sont donc bien sous la dépendance du système nerveux. Comment agit le système nerveux ?

Au repos la cellule pigmentaire est soumise à deux forces antagonistes : l'une constante, est l'élasticité de l'enveloppe qui tend toujours à se resserrer ; l'autre variable, est la tonicité des muscles radiaires qui tend à la dilater. Cette action tonique est sous la dépendance du système nerveux car en sectionnant les nerfs le chromatophore se rétracte au maximum. Il y a destruction de l'équilibre par suppression du tonus. L'excitation du bout périphérique du nerf rétablit le tonus et le renforce, portant à son maximum la dilatation du chromatophore.

La pigmento-constriction résulterait donc d'un phénomène d'inhibition analogue à celui qui a lieu pour la dilatation avec cette différence qu'ici la force antagoniste agit en sens inverse. Il existerait donc là aussi des filets pigmento-dilatateurs et des filets pigmento-constricteurs et comme pour les nerfs vasomoteurs l'action des uns serait prépondérante sur celle des autres, mais ici les nerfs dilatateurs l'emporteraient sur les constricteurs.

L'excitation du bout périphérique du nerf palléal ou d'un nerf de la peau produit toujours une pigmento-dilatation dans la région correspondante, il n'y a jamais de pigmento-constriction.

Cependant les recherches de PHISALIX (54-55-56) ont montré qu'il existe des centres pigmento-constricteurs, car l'excitation des ganglions ou du pédoncule optiques, celle du bout central du nerf palléal déterminent des réflexes pigmento-constricteurs. Il existe donc dans les ganglions péri-œsophagiens des centres pigmento-constricteurs dont la mise en activité peut paralyser les centres pigmento-dilatateurs.

PHISALIX a montré par ailleurs que le siège des centres dilateurs se trouve dans les ganglions sous-œsophagiens, leur destruction entraînant la paralysie générale des chromatophores. Il a été ainsi conduit à rechercher si les centres pigmento-constricteurs ne se trouvaient point dans les ganglions sous-œsophagiens. Ces expériences ont montré que dans tous les cas où la pigmento-constriction était supprimée, les ganglions cérébroïdes étaient hors d'état de fonctionner. Les centres pigmento-constricteurs sont donc dans les cérébroïdes, ils agissent directement sur les centres dilateurs provoquant la paralysie des muscles radiaires et déterminant la pâleur du corps par rétraction des chromatophores. Il en résulte que l'inhibition de la fibre musculaire se fait par l'intermédiaire des centres nerveux comme pour les vaisseaux sanguins.

Résumons brièvement ce que nous savons de la nature et des propriétés des chromatophores.

Ce sont des cellules remplies de pigment, sur les parois élastiques desquelles s'implantent des muscles radiaires, elles sont douées de mouvements rapides placés sous le contrôle du système nerveux.

Ces mouvements sont de deux sortes : ce sont des contractions ou des dilatations. Au repos la cellule pigmentaire est soumise à un tonus dilateur antagoniste de la tendance à la rétraction de sa paroi élastique. Les mouvements de dilatation se produisent grâce à la contraction des muscles radiaires, sous

l'influence des nerfs pigmento-dilatateurs ; ils représentent les phases actives de la vie du chromatophore. Les mouvements de rétraction se produisent après relâchement des muscles radiaires quand l'influence des nerfs pigmento-dilatateurs cesse de se faire sentir, ou quand les nerfs pigmento-constricteurs interviennent pour suspendre le tonus dilatateur.

On voit en définitive que les chromatophores des Céphalopodes sont des organismes tout à fait différents de ceux des Batraciens. Il était intéressant de les comparer expérimentalement, c'est pourquoi j'ai entrepris les recherches suivantes. Ces recherches se sont d'ailleurs bornées à constater les effets de la section du nerf palléal et de l'excitation du bout périphérique de ce nerf, et à déterminer la chronaxie des fibres pigmento-dilatatrices.

II

EXPÉRIENCES

I. DÉTERMINATION DE LA CHRONAXIE DES FIBRES PIGMENTO-MOTRICES DU POULPE. — a) *Dispositif des expériences.* — Les expériences ont eu lieu sur le Poulpe commun, *octopus vulgaris*. Ces animaux étaient faciles à se procurer et grâce à l'installation de Roscoff, faciles à conserver vivants. Il importait en effet d'agir sur des animaux bien vivants à cause de la différence des mouvements qui se produisent pendant la vie et après la mort, dans les chromatophores.

Mais s'il était relativement aisé de conserver vivants les animaux, il l'était beaucoup moins d'effectuer dans ces conditions les expériences. Il fallait en effet d'une part sortir l'animal de l'eau et lui fournir une circulation d'eau de mer sur les branchies pour éviter l'asphyxie ; et, d'autre part, il fallait éviter toute espèce de mouvements propres à venir troubler les expériences.

L'appareil de contention à Poulpe, imaginé par M. VLÈS, et dont on verra le schéma ci-contre (fig. 45 et 46), m'a été de la plus grande utilité : il permet en effet de maintenir le corps et les bras de l'animal de manière à l'immobiliser complètement et il permet aussi, grâce à un jeu de robinets et de tubes de caoutchouc d'entretenir une circulation d'eau de mer, facilement réglable, autour des branchies.

L'animal est placé sur le dos. Les tentacules sont maintenus à leur naissance par un pont de bois qui se rabat et par une bande de toile formant toit. Le corps repose sur un gros bou

chon plat en liège où l'on peut le fixer par une ou deux épingles.

Le but des expériences étant d'étudier les effets de la section

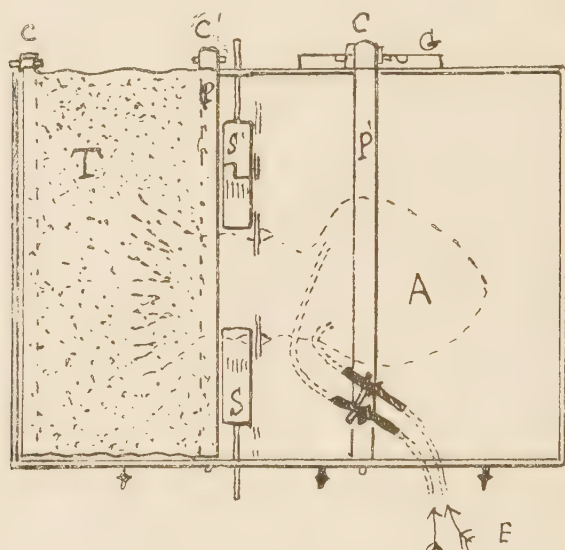


Fig. 45. — Appareil de contention à Poulpes. — A. Amlinal. — S. Sabot fixe. S' Sabot mobile. — P, P'. Ponts. — T. Sac aux bras. — C, C', C''. Charnières. — G. Glissière du pont. — E Eau respiratoire.

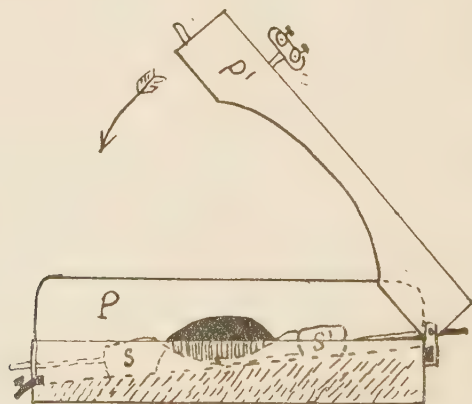


Fig. 46.

du nerf palléal ou de l'excitation de son extrémité périphérique,

il fallait dégager ce cordon nerveux et le mettre en état de supporter des excitations électriques.

Pour cela l'animal étant disposé comme on l'a dit plus haut, on fend légèrement le manteau du côté droit (gauche de l'opérateur), et on le maintient écarté au moyen d'un crochet et d'un fil solidement fixé sur l'appareil de contention. Le syphon est maintenu légèrement écarté de la même façon, pour découvrir le ganglion étoilé et le nerf palléal qui s'en détache. Cela fait, on glisse sous la portion du corps correspondante un bouchon de liège de hauteur convenable, qui maintient le ganglion et le nerf palléal hors du courant d'eau de mer qui baigne les branchies. A l'aide d'aiguilles en os, on dissèque le nerf palléal le plus près possible du ganglion, on le lie en cet endroit et on coupe le nerf. La préparation de l'animal est ainsi terminée.

Restent l'appareil et le circuit excitateurs. En ayant soin de se procurer des animaux assez gros, généralement préférables d'ailleurs à cause de leur plus grande vitalité, le nerf palléal, une fois préparé, est assez long pour être placé sur les électrodes en ébonite dont je me suis déjà servie dans toutes les expériences précédentes. Grâce au système de bouchons la préparation est disposée de telle sorte que le nerf et les électrodes sont toujours hors de l'eau.

Le circuit électrique est exactement le même que celui employé pour les chromatophores de Grenouilles, les fermetures et les ouvertures se font aussi au métronome. Je n'y reviendrai donc pas.

J'ajoute enfin que pendant toute la durée des expériences on s'attache à conserver des conditions de vie aussi proches que possible de la normale, surtout à ne pas provoquer de troubles de la circulation. Aussi tant que l'on opère l'eau de mer arrive par le côté opposé à celui où se font les excitations, mais elle passe d'un côté à l'autre par suite de la discontinuité de la cloison médiane, le cœur bat constamment, les branchies conservent une couleur satisfaisante.

b) *Observations et expériences.* — Au cours de mes expé-

riences j'ai pu vérifier un certain nombre des faits signalés par PHISALIX.

Tout d'abord la section du nerf palléal détermine un éclaircissement de la région du manteau correspondante. Ce n'est cependant pas la pâleur livide correspondant au retrait maximum des chromatophores et que l'on observe après la mort de l'animal, il ne s'agit là que de la suppression du tonus antagoniste de la force élastique de rétraction des chromatophores.

L'excitation du bout périphérique du nerf palléal sectionné conduit à une seconde constatation, capitale au point de vue qui nous intéresse, à savoir que à partir d'un seuil déterminé chaque excitation est efficace. On peut déjà mesurer ici toute la différence qui existe entre les chromatophores de Grenouille et ceux de Poulpe : tandis que dans les premiers nous avons affaire à un système itératif, nous avons affaire ici à un système moteur ordinaire. Une excitation unique, efficace, provoque un brunissement de la peau du côté intéressé donc une dilatation des chromatophores qui débute et cesse avec l'excitation. C'est un phénomène très rapide contrairement encore à ce qui se passe pour la Grenouille.

Le nerf palléal contenant des fibres motrices des muscles du manteau, celui-ci se contracte à chaque excitation, il paraît même y avoir simultanéité de ces contractions avec la dilatation des chromatophores en sorte que l'on aurait pu croire à une influence directe des contractions du manteau sur les mouvements des chromatophores, si l'on n'avait pu obtenir exclusivement l'un ou l'autre de ces mouvements suivant la position du nerf palléal sur l'électrode.

PHISALIX a montré en effet que les filets nerveux pigmento-constricteurs ne sont pas disséminés dans toute l'épaisseur du nerf palléal mais réunis en faisceaux occupant des régions déterminées. Ces faisceaux au nombre de 2 occupent l'un le bord interne et dorsal, l'autre le bord externe et ventral du nerf palléal. J'ai pu, en faisant varier la position du nerf palléal sur l'électrode, obtenir successivement soit une contraction et une extension simultanées du manteau et des chromatophores, soit-

seulement une extension des chromatophores, soit seulement enfin une contraction du manteau. Cette localisation n'existe plus au niveau du ganglion étoilé dont l'excitation amène toujours simultanément contraction d'un système et dilatation de l'autre.

Après trois ou quatre excitations du nerf palléal ou du ganglion, l'épuisement arrive vite et le gonflement du manteau est à peine visible. Les mouvements des chromatophores diminuent également d'intensité : la dilatation d'abord très marquée devient plus faible à chaque excitation. Il résulte de cette particularité qu'il est nécessaire d'espacer les excitations dans la recherche du seuil, de manière à permettre au système de revenir à l'état normal.

Tel est l'ensemble des constatations déjà faites par PHISALIX et par d'autres auteurs et que j'ai pu retrouver au cours de mes expériences. J'ai voulu en sus déterminer la caractéristique d'excitabilité des nerfs pigmento-constricteurs, c'est-à-dire en déterminer la chronaxie.

N'ayant pas affaire ici à des nerfs itératifs, la recherche de la chronaxie s'est faite exactement comme pour les nerfs moteurs ordinaires. C'est-à-dire qu'elle a consisté dans la recherche des intensités liminaires relatives à des capacités diverses, au moyen d'une excitation unique. Voici quelques-unes des expériences faites à cet effet :

26 août. 3 h. 1/4. T. = 19°.

Capacités en microfarads

V en volts

—	—
5	2,7
3	2,8
1	3,9
0,5	5
0,3	6,9
0,2	7,9
0,1	> 10
5	2,7

Même animal. 5 h. 1/2. T. = 18°5.

Capacités en microfarads	V. en volts
5	2,6
3	»
2	2,8
1	3,6
0,5	5
0,3	5,9
0,2	7,9
0,1	> 10
5	2,5

27 août. 3 h. 45. T. = 18°2.

{ 5	
{ 3	2
{ 2	
1	3
0,5	2
0,3	5,9
0,2	7,5
0,1	10
5	2,2

28 août. 3 h. T. = 20°.

{ 5	
{ 3	1,55
{ 2	
1	2,3
0,5	3,2
0,3	4,7
0,2	6,4
0,1	> 10
5	1,55

Cette série d'expériences montre qu'il n'existe pour les capacités comprises entre 5 microfarads et 2 microfarads qu'une différence très faible relativement à leur influence sur le voltage liminaire. On peut donc affirmer qu'au-dessus de la capacité 2 on entre dans la zone des capacités indifférentes et que la rhéobase est atteinte.

Construisons avec les chiffres obtenus dans la dernière expé-

rience citée une courbe des voltages en fonction de la capacité (fig. 47).

La courbe obtenue a exactement l'aspect que celle que l'on obtient de la même façon pour les nerfs moteurs ordinaires. Elle se rapproche d'une hyperbole équilatère et montre bien

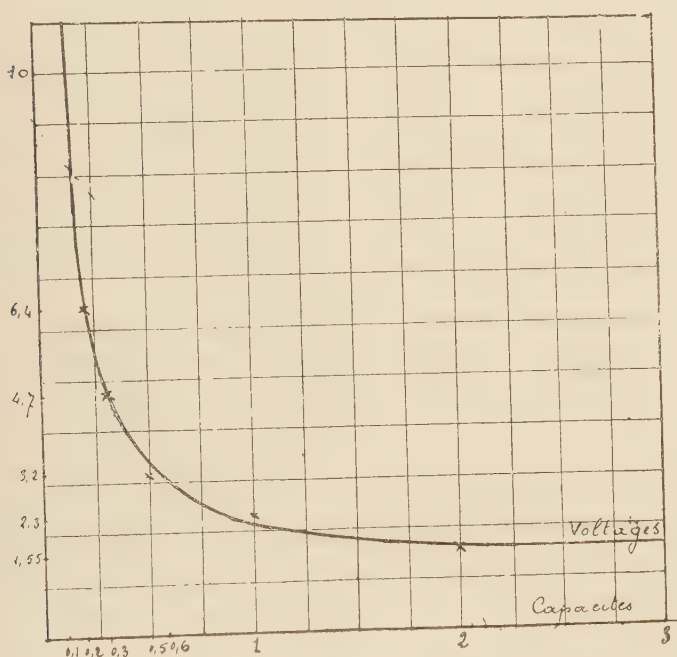


Fig. 47

que le voltage augmente lorsque la capacité diminue suivant la loi constatée pour les nerfs moteurs et que nous avons retrouvée pour les nerfs vaso-moteurs. A partir de la capacité 2, la courbe tend vers une asymptote parallèle à l'axe des capacités, ce qui confirme le fait que des capacités plus élevées sont sans effet sur le voltage. La pente de la courbe est assez faible jusqu'à la capacité 1, mais à partir de ce point la courbe se relève rapidement, indiquant la nécessité de forts voltages lorsqu'il s'agit de petites capacités, pour atteindre le seuil.

Calculons la valeur de la chronaxie. La résistance qui inter-

vient lors de la décharge est de 3.028 w. Dans l'expérience considérée, la courbe nous montre que la capacité correspondante au double du voltage rhéobasique — soit 1^v,55 ce voltage et 3^v,1 le double de ce voltage — est 0,6 micro, soit $0,6 \times 10^{-6}$ farad.

En se servant de la formule de LAPICQUE :

$$\tau = RC \times 0,37,$$

on a :

$$\tau = 3.028 \times 0,6.10^{-6} \times 0,37,$$

$$\tau = 0,00067,$$

en calculant la chronaxie d'après les autres expériences citées on aurait :

$$1^{\circ} \tau = 3.028 \times 0,45.10^{-6} \times 0,37 = 0,0005$$

$$2^{\circ} \tau = 3.028 \times 0,6.10^{-6} \times 0,37 = 0,00067$$

$$3^{\circ} \tau = 3.028 \times 0,6.10^{-6} \times 0,37 = 0,00067$$

on peut donc considérer que la valeur de la chronaxie des nerfs pigmento-moteurs du Poulpe est comprise entre 1 millième et un dix-millième de seconde, comprise par conséquent entre la chronaxie des nerfs vaso-moteurs ou pigmento-moteurs et celle du sciatique de la Grenouille. Il s'agit donc d'un système contractile plus rapide que les systèmes vaso-moteur ou pigmento-moteur, mais plus lent que le système sciatique gastrocnémien.

Là encore on peut mesurer toute la différence qui sépare les chromatophores du Poulpe à chronaxie faible, et les chromatophores de Grenouille, à chronaxie de l'ordre du millième de seconde. De plus, il y a ici isochronisme entre la fibre nerveuse et l'organe contractile.

Profitant du fait qu'il est possible d'obtenir isolément des contractions du manteau sans effet pigmento-moteur, lorsque le nerf est posé convenablement sur les électrodes, j'ai voulu déterminer aussi une chronaxie des muscles du manteau. Voici les résultats obtenus :

24 août. 5 h. T. = 19°

Capacités en microfarads	V en volts
5	2,1
3	2,1
1	2,5
0,8	3,1
0,5	4,1
0,3	5,2
5	2,1

25 août. 5 h. 3/4. T. = 19°1.

5	2
0,4	4

Mêmes conditions.

5	1,8
0,5	3,6

28 août. 10 h. T. = 18°2.

{ 5	
{ 3	1,10
{ 2	
1	1,55
0,5	1,8
0,3	2,6
0,2	3,7
0,1	5,8
5	1,2

On voit par le simple examen des valeurs des capacités correspondant au double des voltages rhéobasiques, que ces valeurs sont presque toujours les mêmes et que de plus ce sont aussi celles que nous avons trouvées pour les chromatophores. Ainsi se trouve confirmée la constatation que PRISALIX avait faite de la simultanéité de contraction des muscles du manteau et des chromatophores. L'examen de la courbe des voltages (fig. 48) en fonction des capacités nous montre qu'elle a aussi tous les caractères des courbes des nerfs moteurs ordinaires.

II. CONCLUSIONS. — Cette étude des chromatophores du Poulpe montre bien qu'il est illusoire de vouloir réduire tous les sys-

tèmes de chromatophores à un type unique. Nous venons de voir les différences capitales qui séparent les chromatophores de Grenouille des chromatophores de Poulpe. Peut-être constituent-ils deux types principaux auxquels on pourrait rattacher

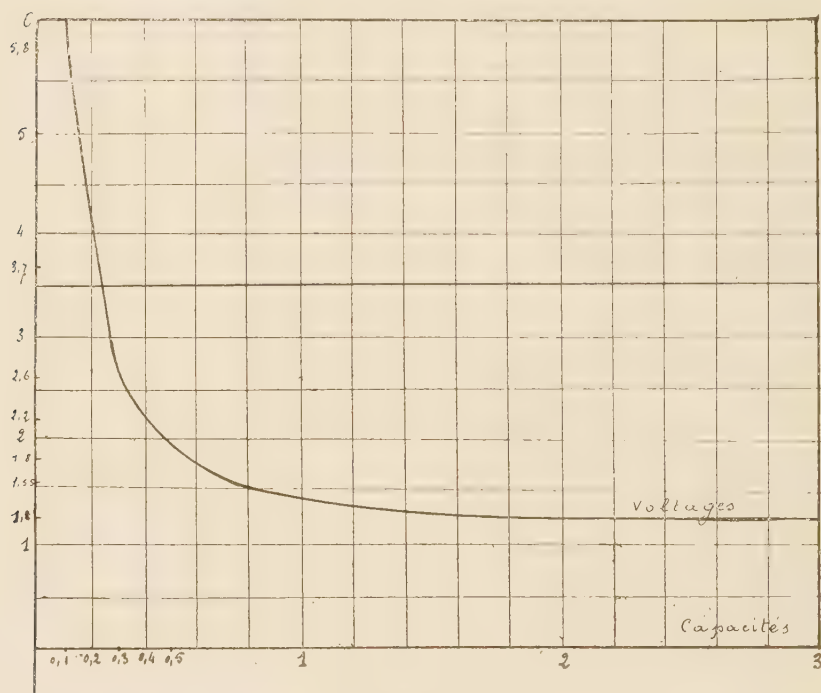


Fig. 48

d'autres systèmes analogues. Ce qui apparaît plus probable, c'est que chaque espèce animale susceptible de changer de couleur possède son système de chromatophores particulier adapté à son genre de vie. Il y aurait un système spécial aux Batraciens, un autre spécial aux Céphalopodes, un autre spécial aux Poissons, etc... Et ces systèmes, grâce auxquels les animaux ont la faculté de changer de couleur, n'ont sans doute rien de commun avec les chromatophores internes que l'on trouve sur les parois des vaisseaux ou sur le mésentère intestinal et qui, n'ayant probablement rien à voir avec les conditions

de vie extérieure des animaux, peuvent être chez toutes les espèces régis par des lois semblables.

Il me reste en terminant cet exposé sur les chromatophores du Poulpe à remercier M. le Professeur DELAGE d'avoir bien voulu m'accueillir au laboratoire de Roscoff et de m'y avoir pourvue d'une installation qui ne laissait rien à désirer quelles que fussent les difficultés des expériences. Je remercie aussi M. VLÈS qui m'a obligeamment prêté l'appareil de contention pour Céphalopodes qu'il a si ingénieusement combiné et grâce auquel j'ai pu mener à bien mes expériences.

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- 1) 1840 HENLE. — Traité d'anatomie générale (cit. Vulpian, Leçons sur l'appareil vaso-moteur).
- 2) 1840 STILLING. — Recherches physiologiques et médico-pratiques sur l'irritation spinale (comme ci-dessus).
- 3) 1848 D. DU BOIS REYMOND. — Untersuchungen über tierische elektricität.
- 4) 1852 CLAUDE BERNARD. — Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences. T. 34, mars.
- 5) — — C. R. de la Société de Biologie, octobre et novembre.
- 6) — BROWN SEQUARD. — Philadelphia Medical Examiner, août (Cit. Vulpian).
- 7) — BRÜCKE. — Vergleichende bemerkungen über farben und Farbenwechsel Bei den Cephalopoden und Bei den Chamäleon (Sitzungsberichte der Math. naturwiss. Kl. der K. Akad. der Wissen zu Wien Bd. 8).
- 8) 1853 CLAUDE BERNARD. — Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences. T. 36.
- 9) — WALLER. — Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. T. 36, p. 378.
- 10) — BALLOWITZ. — Die nervenendigungen der pigmentzellen (Zeitschrift für Wiss. Zoologie. Bd. 56).
- 11) 1854 HARLESS. — Ueber die chromatophoren des Frosches (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie).
- 12) — MEYER (Lothar). — Ueber die Abhängigkeit der Gefäße an der Pigmentzellen beim Frosch von dem Nerveneinfluss (Virchows Archiv. Bd. 6).
- 13) — VIRCHOW. — Chromatophoren beim Frosch (Virchows Archiv. Bd. 6, p. 266).
- 14) — VON WITTICH. — Die Grüne Farbe der Haut unserer Frosch (Archiv. f. Anat. und Wiss. medicin).
- 15) 1856 VULPIAN. — Comptes-Rendus de la Société de Biologie.
- 16) 1857 LEYDIG. — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt am Mein.

- 17) — LISTER. — Quarterley Journal of M. Science. Octobre, p. 8.
- 18) — — Recherches relatives aux parties du système nerveux qui règlent la contraction des artères (Philosophical transaction of the royal Society of London. T. 148, p. 607).
- 19) — — On the cutaneous pigmentary System of the Frog (Philosophical transaction of the royal Society of London. T. 148, p. 627).
- 20) — VULPIAN. — Comptes-Rendus de la Société de Biologie.
- 21) 1860 H. MULLER. — Bewegungserscheinungen am ramificierten Pigmentzellen in der Epidermis (Würtzburger natur. zeitschrift. Bd. 1).
- 22) 1864 FICK. — Untersuchungen ueber elektrische Nervenreizung Braunsweig (Citation Nagel).
- 23) 1865 BUSCH. — Phänomene aus dem Leben der Pigmentzellen (Archiv. f. Anatomie Physiologie und wiss. Medicin).
- 24) 1865 PFLÜGER. — Effets des excitations électriques. Berlin.
- 25) 1868 BRÜCKE. — Sitzungsberichte der K. Akad. d. Wiss. Mathém. naturwiss. Kl. 58. 2 Abth.
- 26) — SETSCHENOW. — Effets des excitations électriques et chimiques. Graz (Citation Vulpian)
- 27) 1869 GOLZ. — Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches. Berlin.
- 28) — HERING et HOYER. — Ueber die Bewegungen der Sternförmigen Pigmentzellen (Centralblatt für d. med. wiss. 7, p. 49).
- 29) 1870 ENGELMANN. Pflüger's Archiv. T. III.
- 30) — HÉNOQUE. — Thèse Paris n° 39.
- 31) 1872 GRUENHAGEN. — Pflüger's Archiv. T. VI, p. 157.
- 32) 1872 LEGROS et ONIMUS. — Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, p. 569.
- 33) 1874 STIRLING. — Sitzungsberichte der Sachs Akademie, p. 372.
- 34) 1875 PAUL BERT. — Mécanisme et causes des changements de couleur chez le Caméléon (C. R. Académie des Sciences).
- 35) — VULPIAN. — Leçons sur l'appareil vaso-moteur.
- 36) — — Comptes-Rendus de la Société de Biologie.
- 37) 1876 F. FRANCK. — Du volume des organes dans ses rapports avec la circulation du sang (Marey. Travaux de Laboratoire. T. II, et III p. 48, 221 et 278).
- 38) — LEYDIG. — Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien (Archiv. für mikrocospische Anatomie).
- 39) — POUCHET. — Des changements de coloration sous l'influence des nerfs (Journal de l'Anatomie et de la Physiologie).

- 40) 1877 RICHET. — De l'addition latente des excitations électriques dans les nerfs et les muscles (Marey, Travaux de Laboratoire. T. III, p. 97).
- 41) 1878 BIEMMERMANN. — Ueber den Einfluss der Nerven auf die Pigmentzellen des Frosches. Thèse Strasbourg.
- 42) — KLEMENSIEVICZ. — Beiträge zur Kenntniss des Farbenwechsels der Cephalopoden (Sitzungsberichte d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien math. naturw. Kl. Bd. 78 Abth. 3).
- 43) 1880 WARD. — Arch. für Anat. und Physiol. S. 72.
- 44) 1881 EH RMANN. — Ueber Nervenendigungen in der Pigmentzellen der Froschhaut (Sitzungsberichte d. K. K. Akad. der Wissen. zu Wien. T. 84).
- 45) 1882 EXNER. — Pflügers Archiv. 28, p. 487.
- 46) 1884 DASTRE et MORAT. — Recherches expérimentales sur le système nerveux vaso-moteur.
- 47) 1885 STEINER. — Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns. Braunschweig.
- 48) 1890 DUTARTRE. — Sur le changement de couleur chez la Grenouille commune (*R. esculenta*) (C. R. A. S. T. 2).
- 49) 1890 WERNER. — Ueber die Veränderung der Hautfarbe (Verhandlungen der K. K. Zool. botan. Gesell. in Wien. Bd. 40).
- 50) — ZIMMERMANN. — Ueber die Teilung der Pigmentzellen (Archiv. f. mikroskopische Anatomie Bd., 36, p. 404).
- 51) 1891 EH RMANN. — Zur Physiologie der Pigmentzellen (Centralblatt f. Physiologie).
- 52) — DASTRE. — Comptes Rendus de la Société de Biologie.
- 53) — STEINACH. — Ueber Farbenwechsel bei niederen Wirbelthieren Bedingt durch Wirkung des Lichtes auf die Pigmentzellen (Centralblatt f. Physiol. T. 5).
- 54) 1891 PHISALIX. — Sur la nature du mouvement des chromatophores des Céphalopodes (C. R. A. S., p. 510).
- 55) 1892 — Notes sur les chromatophores des Céphalopodes (C. R. S. B., p. 442).
- 56) — — Recherches physiologiques sur les chromatophores des Céphalopodes (Archives de Physiologie normale et pathologique. T. 4, p. 209).
- 57) — — Structure et développement des chromatophores des Céphalopodes (Archives de Physiologie normale et pathologique. T. 4, p. 445).
- 58) — BIEDERMANN. — Ueber den Farbenwechsel der Frosche (Pflüger's Archiv. Bd. 451, p. 455).

- 59) — HOORWEG. — Pflüger's Archiv. T. 52.
- 60) — LANGENDORF. — Sitzungsberichte Naruf. Gesell. Rostock.
- 61) 1893 BALLOWITZ. — Die innervation der Chromatophoren (Verhandlungen der Anatomische Gesellschaft).
- 62) — EBERTH et BUNGE. — Die Endigungen der Nerven in der Haut des Frosches (Anat. Hefte. Abth. I. Arb. aus. anat. Institute Bd. 2).
- 63) — EBERTH. — Die Nerven der chromatophoren (Verhandlungen der Anatomische Gesellschaft).
- 64) — PHISALIX. — Inhibition chez les Céphalopodes. Constriction paralytique des chromatophores (C. R. S. B., p. 887).
- 65) 1894 MULERT. — Sur l'excitation électrique du sympathique cervical (Pflüger's Archiv. T. 55, p. 550).
- 66) 1896 CARNOT. — Sur les nerfs chromato moteurs de la Grenouille (C. R. S. B., p. 927).
- 67) — — Thèse Faculté des Sciences de Paris. Série A. N° 269.
- 68) 1898 LANG. — Traité d'Anatomie comparée et de Zoologie traduit par G. Curtel (G. Carré et C. Naud, éditeurs, Paris).
- 69) 1901 STEINACH. — Pflüger's Archiv. T. 87.
- 70) 1903 FUCHS. — Zur Physiologie und Wachstumsmechanik des Blutgefäß system (Zeitschrift f. allg. Physiologie Bd. 2).
- 71) 1906 — Zur Physiologie der Pigmentzellen (Biologisches Centralblatt).
- 72) — L. et M. LAPICQUE. — Comparaison de l'excitabilité du muscle à celle de son nerf moteur (C. R. S. B., 26 mai).
- 73) — — Variation d'excitabilité du muscle dans la curarisation (C. R. S. B., 9 juin).
- 74) — NÈGRE. — Morphologie des pigmentophores de la peau des Vertébrés et leurs rapports avec les cellules épidermiques (C. R. S. B. T. I, p. 26).
- 75) 1907 FISCHER. — Zur frage der Pigmentballung (Archiv. f. anat. und physiologie).
- 76) — GOLOVINE. — Etude sur les cellules pigmentaires des Vertébrés (Annales de l'Institut Pasteur. T. 21, p. 858).
- 77) — HOFMANN. — Pflüger's Archiv. Bd. 118.
- 78) — KAHN et LIEBEN. — Ueber die scheinbaren Gestaltveränderungen der Pigmentzellen (Archiv. f. Physiologie. T. 112, p. 104).
- 79) 1908 L. et M. LAPICQUE. — Sur le mécanisme de la curarisation (C. R. S. B., 26 décembre).
- 80) — STEINACH. — Pflüger's Archiv. T. 125.
- 81) — ETERNOD et ROBERT. — Les chromatocytes. Anatomie et Phy-

- siologie (Verhandlungen der Anatomische Gesells. Anatomische Anzeiger. T. 32).
- 82) — SOLLAUD. — Rôle du système nerveux dans les changements de coloration chez la Grenouille (C. R. A. S. T. 2, p. 536).
- 83) 1908 STIRLING.
- 84) 1909 LAPICQUE. — C. R. S. B., 24 juillet.
- 85) — MARCHESINI. — Sulla natura e funzioni dei chromatofori della Rana (Bollettino dell. Soc. Zool. Italiana).
- 86) 1910 FUCHS. — Zur Physiologie der Pigmentzellen (Archiv. f. Entw. Mechanism. d. Organismus. Bd. 30 Teil 2).
- 87) — — Dei Elektrische Erscheinungen am glatten Muskel (Pfluger's Archiv. Bd. 136).
- 88) — HOFMANN. — Pfluger's Archiv. T. 132.
- 88 bis) — LAPICQUE. — Comptes rendus de la Société de Biologie. T. XVIII, 15 janvier, p. 57.
- 89) — L. et M. LAPICQUE. — C. R. A. S., 21 mars.
- 90) — — C. R. S. B., 7 mai.
- 91) 1911 L. LAPICQUE. — C. R. S. B., 23 décembre.
- 92) 1912 L. et M. LAPICQUE. — L'addition latente en fonction de la fréquence et du nombre des excitations (C. R. S. B. T. 72. N° 18, mai 1912).
- 93) — LAPICQUE et MEYERSON. — C. R. S. B., 13 janvier.
- 94) — LAPICQUE et BOYGEY. — C. R. S. B., 2 mars.
- 95) — M. LAPICQUE. — C. R. S. B., 4^{er} juin.
- 96) — L. LAPICQUE. — C. R. A. S. T. 155, p. 70, juillet.
- 97) — L. MEYERSON. — Recherches sur l'excitabilité des fibres inhibitrices du pneumo-gastrique (Journal de Physiologie et de Pathologie générale. T. XIV, 2).
- 98) — G. KÖNIGS. — Excitabilité des nerfs vaso-moteurs (Journal de Physiologie et de Pathologie générale. T. XIV, 4 juillet).
- 99) 1914 HOORWEG. — Archives du Musée Teyler. Série III. Vol. III.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

	Pages.
I. — Sommation et addition latente	1
II. — Les divers facteurs de l'excitation : 1 ^o intensité, rythme, nombre.	3
2 ^o Durée des excitations	4
III. — La notion de nerfs itératifs	8
IV. — But du présent travail	11

PREMIÈRE PARTIE

EXCITABILITÉ DES NERFS VASO-CONSTRICTEURS

I. — Historique.

I. — Contractilité des artères et des veines	13
II. — Influence du système nerveux	14
III. — Disposition et mécanisme du système nerveux vaso- moteur	15
a) Les nerfs vaso-moteurs, rôle et origine	15
b) Les centres nerveux vaso-moteurs	17
IV. — Divers modes d'excitation des nerfs vaso-moteurs . .	18

II. — Dispositif des expériences.

I. — Exposé des recherches des prédécesseurs	21
a) Préparation de l'animal	21
b) Mode d'excitation	22
c) Résultats acquis	24

	Pages.
II. — Modifications apportées à la technique précédente . . .	26
a) Préparation de l'animal	26
b) Précautions à prendre au cours des expériences.	31
III. — Expériences.	
I. — Exposition des diverses séries d'expériences	34
II. — Influence de la durée des excitations	35
III. — Influence du nombre des excitations	39
IV. — Influence du rythme de l'excitation.	43
V. — Résumé et conclusions	46

DEUXIÈME PARTIE

EXCITABILITÉ DES NERFS PIGMENTO-CONSTRICTEURS

I. — Historique.

I. — Préliminaires	49
II. — Les mélanophores. Etude morphologique	51
a) Formes	51
b) Constitution.	51
c) Mouvements.	52
III. — Etude physiologique	54
a) Action de divers agents sur les mouvements des mélanophores	54
b) Influence du système nerveux	57
c) Les centres de la coloration	60
d) Trajet des nerfs pigmento-constricteurs	62
e) Relations anatomiques des nerfs avec les chro- matophores	63
IV. — Définition des mélanophores de la peau de la Grenouille.	64
V. — But des expériences entreprises	65

II. — Dispositif des expériences.

I. — Précautions à prendre, préparation de l'animal . . .	67
II. — Mode d'observation	69

III. — Expériences.

I. — Exposé des diverses séries d'expériences	72
II. — Influence de l'excitation du bout périphérique du scia- tique	74

	Pages.
III. — Influence de la durée des excitations	81
<i>a)</i> Capacité maximum	81
<i>b)</i> Influence de capacités moins élevées jusqu'à un minimum arbitrairement choisi	87
<i>c)</i> Ensemble des résultats obtenus. Courbe des voltages en fonction des capacités	99
<i>d)</i> Détermination de la chronaxie. Remarques au sujet de sa valeur comparée à celle de la chro- naxie des nerfs vaso-constricteurs	99
IV. — Résumé et conclusions	103

TROISIÈME PARTIE

LES CHROMATOPHORES DES CÉPHALOPODES

I. — Historique.

I. — Description	105
II. — Recherches des auteurs	107

II. — Expériences.

I. — Détermination de la chronaxie des fibres pigmen- to-motrices du poulpe.	113
<i>a)</i> Dispositif des expériences	113
<i>b)</i> Observations et expériences.	115
II. — Conclusions	121
Bibliographie générale	125

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1° **Géologie. La structure du Massif Armoricaïn.**

2° **Botanique. La toxicité des Champignons.**

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 27 novembre 1915.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

PAUL APPELL

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. LIARD.

